ПОСОБИЯ ДЛЯ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ

Ю. А. ФИЛИПЧЕНКО
ПРОФЕССОР ЛЕНИНГРАДСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ

С 101 РИСУНКОМ В ТЕКСТЕ

ИЗДАНИЕ ТРЕТЬЕ, ПЕРЕРАБОТАННОЕ



ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО / 1926

ПОСОБИЯ ДЛЯ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ

Ю. А. ФИЛИПЧЕНКО
ПРОФЕССОР ЛЕНИНГРАДСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ

С 101 РИСУНКОМ В ТЕКСТЕ

ИЗДАНИЕ ТРЕТЬЕ,
ПЕРЕРАБОТАННОЕ



ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКВА 1926 ЛЕНИНГРАД



Гиз № 12066.
Ленинградский Гублит № 7684.
$16^{3}/_{4}$ л. Отпеч. 5.000 экз.

ИЗ ПРЕДИСЛОВИЯ К ПЕРВОМУ ИЗДАНИЮ.

Наиболее характерным явлением в биологии за последние 10—15 лет можно считать возникновение в ней особой дисциплины, получившей название **генетики**. Последнюю лучше всего определить вместе с Бэтсоном, которому принадлежит установление этого термина, как **физиологию изменчивости и наследственности**. Таким образом, генетика естественно разделяется на две части, одной из которых и посвящена *настоящая книга*.

За последнее время преимущественно в немецкой, а также в английской литературе появилось довольно много книг, посвященных этой наиболее молодой из всех биологических дисциплин, некоторые из которых переведены и на русский язык. В большинстве из них под общим именем «учения о наследственности» излагаются оба отдела генетики, но автору этой книги подобное одновременное трактование и явлений наследственности и явлений изменчивости представляется мало удобным. Дело в том, что знакомство с явлениями изменчивости требует прежде всего довольно подробного изложения основ вариационной статистики, без которых легко может обойтись читатель, желающий ознакомиться лишь с явлениями наследственности, а между тем таковы, вероятно, запросы целого ряда лиц, преследующих прежде всего чисто практические интересы, каковы врачи, зоотехники и сельские хозяева.

Вот почему мне казалось более правильным резко отделить учение об изменчивости от учения о наследственности и остановиться в этой книге лишь на последнем. Правда, при этом нельзя совершенно обойтись без некоторых экскурсий в область явлений изменчивости, но их приходится делать и в другие дисциплины: механику развития, цитологию и т. д. Порядок изложения в книге принят более или менее исторический, против которого можно сделать некоторые возражения по существу, но без которого трудно обойтись в молодых, еще формирующихся науках. Для лиц, которые бы пожелали более подробно познакомиться с тем или иным вопросом, при каждой главе указана главнейшая литература.

Январь 1916 года.

ПРЕДИСЛОВИЕ К ТРЕТЬЕМУ ИЗДАНИЮ.

Десять лет отделяют настоящее издание от первого, сданного в печать в самом начале 1916 года. Уже при подготовке второго издания мне пришлось сделать ряд существенных изменений и дополнений, а также добавить новую главу о законе Моргана. Еще больше изменений сделано в настоящем издании, где сильно переработаны все главы, кроме I и IV, оставшихся приблизительно в прежнем виде. Данные о цитологии наследственности, приобретающие все бо́льшее и бо́льшее значение при разрешении ряда генетических проблем, выделены мною теперь в особую главу.

Так как недавно вышло в свет и новое издание моей книги «Изменчивость и методы ее изучения», то я надеюсь, что по этим двум сводкам русский читатель получит возможность ознакомиться с успехами генетики, достигнутыми ею за последние годы.

Январь 1926 года.

ГЛАВА I.

Умозрительные теории наследственности.

Теория пангенезиса Дарвина. — Теория корня Гальтона. — Теория идиоплазмы Нэгели. — Теория зародышевой плазмы Вейсманна. — Теория де-Фриза. — Учение о свойствах; гены.

Под именем наследственности понимают, во-первых, самый факт сходства между родителями и детьми — то, что все особенности любой группы особей более или менее передаются их потомкам, и, во-вторых, способ передачи этого сходства каждому вновь возникающему поколению. Явление это принадлежит к числу наиболее распространенных в природе, почему обычно не вызывает особенного внимания; однако, если глубже вдуматься в него, если представить себе, что, по меткому выражению Нэгели, «в курином яйце вид содержится в той же полноте, как в самой курице, и куриное яйцо столько же отличается от лягушиного, сколько курица от лягушки», то невольно мы должны будем признать это явление одним из наиболее загадочных и чудесных, какие вообще только нам известны.

Особенно резко сказывается сила наследственности в тех случаях, когда объектом ее являются люди, у которых мы привыкли подмечать многие мелкие внешние особенности, привычки и пр., что бывает незаметно у других организмов. Не поражаемся ли мы невольно иногда, видя столь большое сходство сына с отцом или дочери с матерью, что дети кажутся как бы полным повторением их родителей? Не поразительно ли подобное же сходство почерка, хотя в некоторых случаях дети учились при этом писать не у родителей? Упомянем, наконец, про многие семейные особенности, передающиеся из поколения в поколение, в роде носа Бурбонов или нижней губы Габсбургов, которые вошли чуть не в пословицу.

Попытки объяснить сущность этого загадочного явления делались, конечно, не раз с самых отдаленных времен; первая из них принадлежит еще «отцу медицины» Гиппократу, причем против нее высказывался в свое время Аристотель. Мы не будем, однако, останавливаться здесь ни на этих гипотезах, предложенных для объяснения наследственности в древнее время, ни даже на более поздних, XVII — XVIII столетия, так как в настоящее время и они лишены какого бы то ни было значения, пред-

ставляя чисто-исторический интерес. Все споры того времени, предобразован ли зародыш в яйце или постепенно возникает там из неорганизованной массы, какой из половых продуктов дает начало зародышу и какой играет при этом подчиненную роль — все это может показаться теперь только наивным.

Лишь с середины прошлого столетия изучение явлений наследственности приобретает тот характер, который может считаться уже вполне научным и с точки зрения наших современных представлений.

Именно в это время появляется обширный труд Проспера Люка об естественной наследственности (6), в котором содержится обширный фактический материал о наследовании различных особенностей у человека. На основании его он устанавливает три типа наследственности: избирательную, когда признаки получаются от одного из родителей; смешанную, когда происходит смешение родительских свойств, и комбинативную, связанную с появлением новых признаков, при чем это деление не потеряло своего значения до начала настоящего столетия. — Несколько позже Гэккель (4) предложил иную классификацию явлений наследственности, проведя в ней впервые ясное различие между наследованием прирожденных и наследованием приобретенных свойств под именем закона консервативной и закона прогрессивной наследственности, с которыми мы встретимся еще несколько дальше.

Однако первоначально мы сталкиваемся здесь не столько с попытками накопления фактического материала и чисто опытного разрешения отдельных вопросов, которое одно только и может привести нас к пониманию этих явлений, сколько опять-таки со стремлением охватить всю темную область наследственности при помощи одной теории, которая должна объяснить нам все относящиеся сюда вопросы. Подобное стремление свидетельствует всегда о младенческом состоянии целой науки или ее отдельной отрасли: своего рода младенческий период науки о наследственности и образуют те чисто-умозрительные гипотезы или теории наследственности, которые были предложены в течение шестидесятых, семидесятых и восьмидесятых годов прошлого века целым рядом выдающихся ученых. С этих спекулятивных теорий наследственности мы и должны начать наше изложение

Всем известен тот громадный переворот в области биологических наук, который был произведен **эволюционной теорией**, впервые научно обоснованной Дарвином в его книге «Происхождение видов», появившейся в 1859 году. Эта теория основывается на двух *явлениях*, широко распространенных в мире организмов: во-первых, на способности всех организмов несколько изменяться, на так называемой изменчивости, и, во-вторых, на наследственности. Отсюда понятно, что эволюционная теория дала мощный толчок к изучению последнего явления, и на это откликнулся прежде всего сам **Дарвин**.

Девять лет спустя после выхода в свет «Происхождения видов» он выпустил книгу об «Изменениях животных и растений в состоянии приручения» (1), которая должна была дать более подробное изложение его теории. В этом сочинении им собран, между прочим, весь материал,

который был известен в то время о явлениях наследственности, при чем он попытался даже подвести при этом некоторые итоги, установив несколько «законов наследственности». Однако эти законы содержат лишь констатирование известных фактов, из которых трудно даже сделать какие-либо выводы более широкого характера, так что в этом отношении законы наследственности Дарвина стоят ниже обобщений Люка и Гэккеля. Не довольствуясь этим, Дарвин предложил в последней главе своей книги первую из более научных умозрительных теорий наследственности, назвав ее «временной гипотезой пангенезиса».

Сущность последней сводится к тому, что как половые клетки, так и почки и вообще все образования, служащие для бесполого размножения, образуются из несметного множества особых частиц, зародышков или геммул, как называл их Дарвин, отделяемых всеми клетками организма. Они собираются со всех частей тела в органы размножения и образуют яйца, живчики или почки; затем эти зачатки превращаются при развитии в такие же клетки, как те, которые их произвели, и образуют новое существо, а часть их может остаться недеятельной и быть передана следующим поколениям в покоящемся виде. Таким образом, размножение производится в сущности не половыми элементами, а всеми клетками организма, и в половых органах происходит лишь соединение отделяемых ими геммул. «Не организм, как целое, воспроизводит свою породу, а каждая единица воспроизводит себе подобную», — говорит Дарвин.

Строя эту гипотезу, он исходил из нескольких положений, принятых им за основные, почему мы также должны их отметить. Сюда относится прежде всего мысль, что половое и бесполое размножение по существу не отличаются друг от друга; выводом из этого является признание одинакового способа возникновения и половых продуктов и почек, служащих для бесполого размножения, из геммул, отделяемых всеми клетками организма. Затем Дарвин учитывал, что при размножении нередко имеет место возврат к типу более отдаленных предков, называемый также атавизмом [1]; для объяснения этого явления он и предположил, что часть геммул передается следующему поколению в покоящемся виде и может перейти в активное состояние лишь у одного из более отдаленных потомков. Наконец, автор гипотезы пангенезиса, подобно Гэккелю, допускал в полной мере наследственность приобретенных свойств, т.-е. признавал, что многие из тех особенностей, которые приобретаются организмом в течение его индивидуальной жизни, передаются и потомству.[2] Именно считаясь с этой возможностью, Дарвин и предполагает, что геммулы отделяются от всех клеток организма: при этом измененная под влиянием каких-либо обстоятельств клетка отделяет и измененные геммулы, почему это изменение и передается потомству.

[1] Это явление находит теперь себе полное объяснение в открытых Менделем законах — см. главы IV и V.

[2] Вопрос о наследственности приобретенных свойств решается далеко не так просто, как это казалось Гэккелю и Дарвину, — см. об этом дальше главу II.

Гипотеза пангенезиса распадается в сущности на две гипотезы: первая предполагает, что в половых клетках (а также в почках) все особенности будущего организма представлены особыми зачатками, или геммулами, являющимися единицами ниже клетки; вторая допускает, что эти геммулы отделяются от всех клеток тела и собираются с током крови в половых органах для образования яиц и живчиков. Обе гипотезы далеко не равнозначащи в смысле их научной ценности, и отношение к ним должно быть резко различное.

Вторая гипотеза Дарвина, которую можно назвать гипотезой переноса, совершенно не нашла себе сторонников. Не раз уже указывалось при этом, что присутствие особых зародышков в крови или в соках тела ровно ничем не доказано, предположение об образовании из них половых продуктов противоречит тому, что мы знаем о способе развития последних, наконец, при отделении геммул от всех клеток организма, как бы эти геммулы ни были малы, они никогда не уместились бы в живчике. Словом, мы совершенно не можем принять этой гипотезы переноса и должны решительно отвергнуть ее.

Совершенно иной характер носит однако первая часть гипотезы пангенезиса, и мысль о наличности в половых продуктах каких-то образований, которые представляют собой все свойства будущего организма, в высокой степени вероятна. Все современные представления о наследственности основаны на признании особых носителей всех особенностей организма, которые заключены в половых клетках и при развитии определяют собою эти свойства. Важной заслугой Дарвина является то, что он первый ясно формулировал это представление, которое высказывалось затем не раз и другими теоретиками наследственности, при чем зачатки или геммулы Дарвина фигурируют у них уже под другими именами. Таково то здоровое зерно, которое заключено в разобранной нами гипотезе пангенезиса.

Автор следующей спекулятивной же теории наследственности Гальтон уже во многом расходится в своих воззрениях с Дарвином. Он сомневается, чтобы наследование приобретенных в течение жизни свойств было столь распространенным явлением, как это предполагал Дарвин. Поставленные для проверки гипотезы пангенезиса опыты переливания крови черных кроликов белым, и наоборот, показали Гальтону, что это совершенно не отражается на их потомстве (2). Основываясь на этом, он отрицает теорию переноса геммул и признает, что наследственные частицы сосредоточены в громадном количестве в половых клетках и почках и дают при развитии соответствующие клетки и органы зародыша. Однако на построение тела последнего идет лишь незначительная часть общей наследственной массы, бо̀льшая же часть ее передается в покоящемся виде прямо в половые клетки зародыша и предназначается для образования будущих поколений. В этом отношении общая масса наследственных частиц, скрытая в половых органах, сходна с корневищем многолетних растений, которое из года в год производит надземные зеленые побеги, тратя на это лишь незначительную часть своей общей массы, при чем эти побеги сравнительно недолговечны, корневище же существует в земле

много лет. Благодаря этому сравнению, теорию Гальтона называют иногда **теорией корня** (правильнее — корневища).

Впрочем, последняя была изложена в небольшой журнальнй статье (3) и обратила на себя внимание уже позже, по своему сходству с теорией наследственности Вейсманна. Гораздо большее значение имели две другие наиболее глубоко разработанные теории наследственности, появившиеся уже в восьмидесятых годах, из которых одна принадлежит ботанику Нэгели, другая — зоологу Вейсманну.

Известный ботаник **Нэгели** изложил свои воззрения на сущность наследственности в объемистом труде, носящем заглавие «Механико-физиологическая теория эволюции» (7). Он исходит при этом из того факта, что особенности, получаемые каждым организмом от отца и от матери, нужно признать приблизительно равными, что говорит в пользу равенства

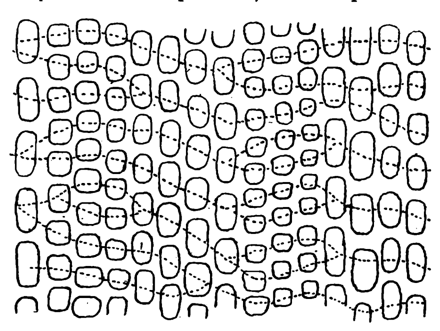


Рис. 1. Продольный разрез идиоплазмы, изображающий гипотетическое расположение мицелл и динамическую связь между их рядами (пунктиром).—Из Нэгели.

и наследственных масс, соединяющихся при оплодотворении. Между тем величина мужской половой клетки, сперматозоида во много раз меньше величины другого полового продукта—яйца; отсюда Нэгели делает вывод, что и те и другие клетки состоят из двух родов веществ, которые он называет идиоплазмой и стереоплазмой. Стереоплазма играет роль питательного материала, и именно ее-то и содержится очень много в яйце по сравнению с живчиком. Напротив, **идиоплазма** содержится в обоих половых продуктах в одинаковом количестве и она-то и является носительницей наследственных свойств, почему каждый организм имеет свойственную только ему идиоплазму.

В отличие от питательной плазмы, идиоплазма имеет чрезвычайно сложное строение. — Нэгели вообще предполагает, что в организованных телах молекулы соединяются в более крупные единицы — **мицеллы**, которые относятся к составляющим их молекулам так же, как последние к атомам. В идиоплазме эти мицеллы группируются в пучки, которые образуют сеть, при чем отдельные ряды последней стоят друг с другом в какой-то динамической связи (см. рис. 1). Всякое изменение в этой

связи между рядами мицелл, а тем более в их расположении, резко отражается на свойствах всего организма. Вообще же у более низко организованных форм структура идиоплазмы и расположение в ней мицелл не особенно сложны, у высших же форм отличаются необычайной сложностью, так что одну из них можно сравнить с мало организованным и недисциплинированным средневековым войском, другую же с современной армией, все части которой построены по одному плану и стоят в строго определенном отношении друг к другу и к общему целому. Благодаря этому яйца или живчики двух животных могут быть по внешности очень похожи друг на друга, но их тончайшая внутренняя структура, благодаря различию в расположении мицелл, не имеет ничего общего, почему эти половые продукты и дают начало совершенно различным организмам.

Так как все клетки тела происходят из оплодотворенного яйца, то идиоплазма, по Нэгели, имеется во всех вообще клетках. При этом идиоплазма каждой клетки не изолирована, а, напротив, находится в связи с идиоплазмой других клеток, и это достигается тем, что идиоплазматические пучки переходят из клетки в клетку и образуют сеть, пронизывающую весь организм. Результатом подобного расположения является возможность передачи по наследству приобретенных свойств, что Нэгели допускал в той же степени, как и Дарвин. — В самом деле, известные внешние раздражения, влияя на организм, изменяют в нем некоторые группы клеток, следовательно, и их идиоплазму. Однако, благодаря связи идиоплазм всех клеток друг с другом, эти изменения передаются и другим клеткам, в том числе и половым, изменения же последних отражаются на потомстве, и это приводит к наследственности приобретенных свойств. С другой стороны, раз все клетки организма снабжены идиоплазмой, а в этой наследственной субстанции заложены все свойства будущего организма, то нет никакого принципиального различия между половыми клетками и другими клетками тела. Подтверждение этой мысли Нэгели видит в явлениях бесполого размножения, когда новый организм получается из какого-нибудь участка тела матери.

Таким образом, главными пунктами теории наследственности Нэгели являются, во-первых, признание особой субстанции в клетке — идиоплазмы, которая играет роль носительницы наследственных свойств, затем признание полной равноправности всех клеток организма в смысле обладания их этой идиоплазмой и, наконец, допущение наследственности приобретенных свойств благодаря изменяемости идиоплазмы.

Нечего и говорить, что теория идиоплазмы Нэгели, как ее обычно называют, является чистейшим умозрением, и в общем это наиболее умозрительная из всех предложенных до сих пор гипотез наследственности. Характерно, что Нэгели даже не пытался связать свои представления с клеточною теорией, находя, что нет нужды предпочитать клетку единицам других порядков (например, органам, тканям, молекулам и т. д.). Многие видят в этом ее отрицательную сторону и вообще склонны не придавать особенного значения этой теории за ее излишнюю спекулятивность.

С этим, однако, трудно согласиться: теория Нэгели, несмотря на всю ее гипотетичность, построена столь логично и последовательно, что ей трудно отказать в известном научном значении, не говоря уже о том, что она, наравне с теорией Вейсманна, дала мощный толчок экспериментальным исследованиям явлений наследственности.

Что касается до основных положений этой теории с точки зрения современных представлений, то по поводу идиоплазмы мы можем лишь повторить здесь то, что было сказано выше при разборе теории пангенезиса Дарвина о необходимости допустить существование особой наследственной субстанции, заключенной в половых клетках. Насколько же справедливо признавать равноправность всех клеток организма и допускать наследственность приобретенных свойств, мы увидим из дальнейшего изложения.

Теория наследственности Вейсманна представляет во всех отношениях полную противоположность теории Нэгели. Начать с того, что последний выпустил свой обширный труд уже на закате своей научной деятельности и не имел возможности далее разрабатывать свою теорию. Напротив, теория Вейсманна развивалась им в течение 30 лет в ряде статей и более обширных работ (11—13), при чем испытала за это время не мало изменений. Однако еще более отличаются обе теории по своему содержанию.

Вейсманн сходится с Нэгели только в одном пункте, именно в признании особого вещества, которое является носителем наследственных свойств и содержится в половых клетках. Он называет эту наследственную субстанцию уже не идиоплазмой, а зародышевой плазмой (Keimplasma), почему и теорию Вейсманна называют часто теорией зародышевой плазмы. В отличие от Нэгели Вейсманн, однако, указывает совершенно определенно то вещество, которое является материальным субстратом его зародышевой плазмы, считая за таковое ядра половых клеток, в частности их хроматин.

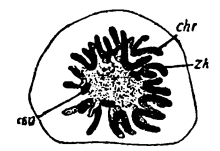
Как известно, наиболее важной составной частью клеточного ядра является особое вещество, энергично окрашивающееся некоторыми красками, откуда и происходит его название—хроматин (хромо—крашу). Оно обыкновенно бывает хорошо заметно лишь во время процесса деления клетки (так называемого кариокинеза), когда принимает вид особых отдельностей или хромозом (рис. 2).

Признав ядро половых клеток носителем наследственных свойств, следовательно, заключающим в себе зародышевую плазму, Вейсманн присоединился лишь к взгляду, высказанному еще до него на основании изучения процесса оплодотворения О. Гертвигом (1884) и Страсбургером (1884). Однако он пошел далее и, приписав зародышевой плазме довольно сложное строение, попытался провести аналогию между ним и известными ядерными образованиями.

Мельчайшие частицы зародышевой плазмы Вейсманн назвал биофорами; из соединения биофор получаются детерминанты (определители), названные так потому, что каждый детерминант определяет, т.-е. производит при раз-

витии, известный сорт клеток, каждая же биофора производит отдельное свойство клетки. Биофоры и детерминанты недоступны нашим оптическим средствам, но они группируются в иды, а иды в иданты, при чем эти две последних категории наследственных образований мы можем уже видеть. Упомянутые выше хромозомы Вейсманн идентифицирует с его высшей единицей зародышевой плазмы, т.-е. с идантами, и считает, что видимые иногда в этих хромозомах зерна, из которых они как бы состоят (см. рис. 2 справа), представляют из себя иды. Ида заключает в себе все детерминанты, нужные для постройки тела особи данного вида, различные же иды, полученные от различных (т.-е. несколько отличающихся друг от друга) предков, образуют в своей совокупности идант, т.-е. хромозому. В последней отдельные иды располагаются, по Вейсманну, в линейном порядке (см. рис. 3).

Нечего и говорить, что все те отдельности зародышевой плазмы, о которых говорит Вейсманн, являются не более реальными образованиями, чем геммулы Дарвина или мицеллы Нэгели, и проведение аналогии между ними и известными клеточными образованиями не увеличивает шансов



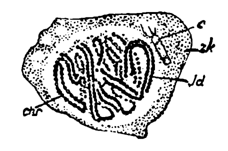


Рис. 2. Хромозомы в материнских клетках семени (сперматоцитах) саламандры: налево в них незаметно структуры, направо каждая хромозома (*chr*) расщепилась вдоль и состоит из ряда отдельностей или ид (*Jd*). — По Герману и Дрюнеру из Вейсманна.

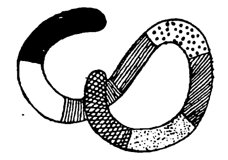


Рис. 3. Идант (хромозома), составленная из линейно расположенных ид. — По Вейсманну из Гэккера.

в пользу их действительного существования. В частности состав хромозом из самостоятельных отдельностей (хромиоль) довольно вероятен, но для того, чтобы считать, что каждая из них содержит в себе зачатки всех клеток организма, у нас нет решительно никаких оснований, а чисто a priori одинаково возможно как это, так и диаметрально противоположное предположение. Таким образом, в этом отношении Вейсманн стоит на почве чистых спекуляций, как стояли до него Дарвин и Нэгели.

Однако различие между идиоплазмой и зародышевой плазмой заключается не столько в различной структуре, приписываемой им их авторами сколько в том, как они распределены в организме. По Нэгели, идиоплазма содержится во всех клетках, одинаковых в этом отношении с половыми; напротив, зародышевая плазма, по Вейсманну, содержится лишь в половых клетках, остальные же клетки тела, называемые им **соматическими** (сома — тело), лишены ее. Благодаря этому между этими двумя сортами клеток получается существенное различие, которое становится еще глубже, если вдуматься в их судьбу.

В самом деле, жизнь соматических клеток прекращается с окончанием индивидуального существования организма, и они являются поэтому смерт-

ными элементами. Напротив, половые клетки потенциально бессмертны, так как каждая из них, являясь носителем зародышевой плазмы, может дать начало новому организму. Таким образом, передача зародышевой плазмы от половой клетки материнского организма половым клеткам дочернего, согласно представлениям Вейсманна, лежит в основе всех явлений наследственности и в общем сильно напоминает те отношения, которые рисовал в своей теории корня Гальтон. Подобное различие между смертными и бессмертными элементами тела справедливо лишь для многоклеточных организмов, у которых имеет место уже известная дифференцировка клеток. Что касается до низших одноклеточных организмов, или простейших, то они, по Вейсманну, так же потенциально бессмертны, как и половые элементы, потому что здесь при делении материнское тело прямо переходит в тела дочерних организмов. Естественная смерть, по Вейсманну, возникла лишь с появлением многоклеточного строения.

Каким же образом осуществляется при развитии это различие между бессмертными половыми клетками и смертной сомой? Почему первые получают зародышевую плазму, остальные же клетки тела лишены ее? Для объяснения этого Вейсманн допускает следующий механизм деления оплодотворенного яйца.

При первом делении последнего во время процесса дробления все хромозомы, как известно, делятся пополам; Вейсманн принимает, что разделяются пополам и все иды, но заключенные в них детерминанты распределяются так, что половина их попадает в одну, половина в другую клетку дробления. При следующем дроблении каждый из четырех шаров дробления получает лишь по четвертой части детерминантов иды, при чем в каждый из них попадают различные детерминанты. Так происходит до тех пор, пока в клетке не останутся детерминанты только одного сорта, которые теперь переходят в активное состояние и определяют характер данной клетки, при чем в дальнейшем последняя может производить лишь вполне подобные себе клетки.

Однако этим путем идет распределение лишь меньшей части зародышевой плазмы, именно той, которая предназначена на построение тела данного организма. Большая же часть зародышевой плазмы остается неизмененной, пассивной и, предназначаясь на образование следующих поколений, передается в таком виде половым клеткам развивающегося организма. Происходит это, по Вейсманну, таким образом, что пассивный запас зародышевой плазмы попадает лишь в одну из двух первых клеток дробления, из нее тоже лишь в один из продуктов ее деления (т.-е. в одну из получившихся вообще 4 клеток) и т. д., пока он не дойдет до первичной клетки — образовательницы всех половых клеток, по которым пассивной зародышевой плазме только и остается распределиться. Клетки зародыша, заключающие в себе кроме своих активных детерминантов еще и запас пассивной наследственной субстанции и передающие его от одной к другой, образуют в своей совокупности то, что было названо Вейсманном зачатковым путем (Keimbahn). В дальнейшем мы увидим, что существо-

вание последнего нашло себе некоторое подтверждение и в данных эмбриологии.

Благодаря подобному ходу развития (являющемуся, конечно, чистой гипотезой) возникает резкое различие между соматическими и половыми клетками и устанавливается непрерывность зародышевой плазмы, подобно такой же непрерывности гипотетического корневища Гальтона.

Кроме этого свойства, Вейсманн приписывал первоначально своей зародышевой плазме еще одно — именно, чрезвычайно большое постоянство, чем она также резко отличается от идиоплазмы Нэгели. Различные раздражения, идущие из внешнего мира, в большинстве случаев и не доходят до зародышевой плазмы, так как ее нет в соматических клетках, а если и доходят, то не могут изменить ее. Логическим выводом отсюда является признание, что возникшие под влиянием внешнего мира изменения не могут быть переданы потомству, и, действительно, отрицание наследственности приобретенных свойств составляет одну из наиболее характерных особенностей теории Вейсманна, которая резко отличает ее от разобранных нами раньше теорий.

Первоначально Вейсманн пришел к этому выводу на основании одних теоретических соображений. Однако вера в передаваемость приобретенных свойств была в то время очень широко распространенным убеждением, почему его точка зрения вызвала ряд энергичных возражений. Вейсманн ответил на это чрезвычайно остроумной критикой указанных его противниками случаев и показал, что в большинстве случаев они отнюдь не доказывают того, что ими стремятся доказать. Подробнее мы остановимся на этом дальше, при разборе вопроса о наследственности приобретенных свойств (глава II).

Отрицая за влияниями внешней среды значение источника изменений, Вейсманн видит последний в оплодотворении и связанных с ним процессах: перед оплодотворением происходит удаление части хроматина яйца и живчика (так называемый процесс созревания), благодаря чему из наследственной массы удаляется часть ид, полученных от предков, во время же оплодотворения происходит смешение детерминантов отца и матери, и в результате этих процессов возникают новые особенности, новые свойства, передающиеся и дальше по наследству. Если эти новые особенности полезны для организма, то они сохраняются в процессе естественного подбора, который, по Вейсманну, является не только главным, но и единственным фактором всей эволюции организмов. Впрочем, этот вопрос относится уже к явлениям изменчивости, а не наследственности, почему здесь мы можем не останавливаться на этом более подробно.

Такова теория Вейсманна в ее первоначальной и наиболее стройной форме. Нечего и говорить, что развитые им взгляды встретили ожесточенную критику с самых разнообразных сторон: одни оспаривали главенствующую роль естественного подбора и доказывали наследственность приобретенных свойств, другие возражали против проводимого Вейсманном резкого различия между соматическими и половыми клетками и т. д., и т. д.

Число противников Вейсманна было очень велико: среди них можно назвать Спенсера (8), Дриша, О. Гертвига и других. Особенно много возражал Вейсманну О. Гертвиг, создавший на почве этих споров особую теорию наследственности, названную им теорией биогенеза (5). В последней, впрочем, мало оригинального. Гертвиг защищает равноправность всех клеток организма по содержанию в них наследственной субстанции, доказывает отсутствие при развитии неравнонаследственных делений и т. д., т.-е. во многом стоит на той же точке зрения, как и Нэгели, к воззрениям которого он довольно близок.

Наиболее важным результатом тех споров, которые вызвала теория Вейсманна, был переход от отвлеченного мышления и умозрительных спекуляций к проверке этих разногласий путем специально поставленных экспериментов. К разбору последних мы перейдем дальше, здесь же, чтобы покончить с теорией Вейсманна, отметим, что под влиянием этих споров ему пришлось сделать в его позднейших произведениях некоторые изменения в его теории и пристроить к ней ряд дополнительных гипотез, чтобы примирить ее с некоторыми фактами, указанными его противниками. Входить в разбор всех этих изменений и дополнений не представляет для нас особенного интереса, и мы остановимся в виде примера только на одном из них, касающемся явлений бесполого размножения.

Мы отмечали уже, что, признавая равноправность всех клеток организма в смысле обладания их идиоплазмой, Нэгели ссылался на бесполое размножение, когда из различных участков тела матери может получаться новая особь. Действительно, этим путем постоянно размножаются представители низших типов животного царства (губки, кишечнополостные, черви), еще более распространено это явление в растительном царстве, где иногда (как, например, у бегонии) ничтожный кусочек растения может уже дать начало новой особи. Как примирить это явление с теорией Вейсманна, с тем, что, по его мнению, лишь половые клетки обладают полным ассортиментом зародышевой плазмы? Как примирить с этим и явление восстановления утраченных частей, или регенерации, когда даже более высоко организованные животные восстановляют конечности, глаза, хвост и т. д.? По замечанию Страсбургера, одни эти факты сами по себе достаточны, чтобы опровергнуть всю теорию Вейсманна, — но можно ли с этим согласиться?

Действительно, подобное положение вещей совершенно несовместимо с первоначальной редакцией теории Вейсманна и с утверждением, будто наследственная субстанция содержится лишь в половых клетках. Однако он быстро подметил это сам и создал дополнительную гипотезу, что во всех этих случаях в частях тела, способных к бесполому размножению или регенерации, в соматических клетках содержится некоторое количество придаточной зародышевой плазмы, тогда как главная масса последней все же сосредоточена и здесь в половых органах.

Конечно, подобное допущение создает известный выход из того противоречия, в которое попала теория, но уже необходимость создания подоб-

ных дополнительных гипотез лучше всего свидетельствует о том, что в теории не все обстоит благополучно, что она сталкивается с противоречащими ей явлениями. Между тем Вейсманну пришлось не раз укрываться за подобными дополнительными надстройками, сильно повредившими первоначальной стройности его теории.

За всем тем было бы совершенно неправильно признавать теорию Вейсманна лишенной научного значения. Напротив, она несомненно имела и имеет его, сыграв роль хорошего фермента для чисто-опытного изучения наследственности. В лице этой теории стремление пролить свет на явления последней чисто умозрительным путем достигло своего апогея, и теория Вейсманна является венцом тех спекулятивных гипотез наследственности, которые предшествовали экспериментальному исследованию этих вопросов. Уже те противоречия, в которые впала наилучше разработанная из этих умозрительных теорий, коренные разногласия между ней и другой подобной же теорией (Нэгели) почти по всем наиболее существенным вопросам— все это наглядно показало, что вопросы наследственности не могут быть разрешены тем путем, которым шли Дарвин, Гальтон, Нэгели, Вейсманн и другие. Для этого необходим прежде всего эксперимент, и в побуждении к экспериментальному исследованию и состоит немалая заслуга этих теорий.

Отметим, что в конце восьмидесятых годов, бывших временем расцвета умозрительных теорий наследственности, появилась еще одна подобная теория, носящая название теории внутриклеточного пангенезиса и принадлежащая известному ботанику де-Фризу (9), автору (в будущем) теории мутаций, или скачкообразных изменений во время эволюции организмов (10).

Теория де-Фриза во многом носит эклектический характер. От Нэгели он берет мысль о равноправности всех клеток тела в смысле содержания в них наследственной субстанции. С Вейсманном его сближает то, что последняя также связывается им с ядром. Наконец, от Дарвина де-Фриз берет гипотезу переноса, но придает ей совершенно другой смысл, и это составляет наиболее интересную часть его теории.

Все свойства организма представлены, по де-Фризу, особыми материальными частицами, которые он называет пангенами: они-то и являются носителями наследственных свойств. Пангены содержатся в ядрах клеток в недеятельном состоянии, но из них некоторые становятся деятельными и переселяются при этом в плазму клетки, определяя тем ее свойства. В этом и состоит перенос зародышков, основываясь на котором, он и назвал свою теорию внутриклеточным пангенезисом.

Эта теория во многом очень удобна и хорошо согласуется с некоторыми фактами, однако она обратила на себя мало внимания. Во время выхода книги де-Фриза все больше и больше выяснялась недостаточность чисто умозрительных теорий наследственности, и чувствовалось, что время их миновало и необходим переход к опытному исследованию. Вот почему в течение девяностых годов и в настоящем столетии мы почти не встречаем больше новых умозрительных теорий наследственности, если не счи-

тать мало оригинальных попыток в роде теории биогенеза О. Гертвига, о которой было уже упомянуто выше, и некоторых других.

Подводя итоги сказанному об умозрительных теориях наследственности, мы должны признать прежде всего, что, как было отмечено уже выше, их значение выразилось в постановке ряда вопросов — о равноправности клеток организма, о наследственности приобретенных свойств и т. д., которые позже стали объектом опытного исследования. Однако эти чисто-спекулятивные построения внесли в науку и несколько новых представлений, которые легли в дальнейшем в основу современного учения о наследственности.

Сюда относится прежде всего учение о составе всех организмов из свойств, передающихся по наследству и потому представленных в наследственной субстанции особыми материальными представителями. Эту мысль мы находим уже в первых статьях Вейсманна, относящихся к самому началу восьмидесятых годов, особенно же ясно формулирована она у де-Фриза. — «Характер каждого отдельного вида, — пишет он в своей книге о внутриклеточном пангенезисе (9), — слагается из многочисленных наследственных свойств... Последние и являются теми единицами, которые подлежат исследованию в учении о наследственности. Как физика и химия имеют дело в конечной инстанции с молекулами и атомами, так биологические науки должны дойти до этих единиц, чтобы объяснить их соединением явления живой природы». — «Свойства организмов обусловливаются резко отличающимися друг от друга единицами, — говорит он в своей «Мутационной теории» (10), — переходы, столь часто наблюдающиеся во внешних формах растений и животных, столь же мало возможны между этими единицами, как между молекулами в химии».

Эти две цитаты ясно показывают, что мы имеем здесь дело с совершенно новым представлением, которое до тех пор было совершенно чуждо биологическим наукам и возникло лишь под влиянием умозрительных теорий наследственности. Впрочем, последние могли лишь создать это представление, но не дали ни доказательства, что организм действительно состоит из таких наследственных свойств, ни показали, в чем последние выражаются. Это удалось сделать лишь новому направлению в учении о наследственности, носящему название менделизма, с которым мы познакомимся дальше.

Второе в высшей степени плодотворное представление, которое было выработано спекулятивными теориями наследственности, это — допущение существования особых носителей наследственных свойств, сосредоточенных в половых клетках. Дарвин называл их геммулами, Вейсманн — детерминантами, де-Фриз — пангенами, при чем оба последних связывали их с ядерными элементами половых клеток, в частности с их хроматином. Эта связь с высшей степени вероятна, и дальше, в главе о цитологических основах наследственности, мы увидим, что можно привести много данных в пользу взгляда, будто именно хроматин половых клеток заключает в себе гипотетическую наследственную субстанцию.

Однако было бы неправильным видеть в этой связи между хромозомами и носителями наследственных свойств нечто обязательное — даже более того: считать последние непременно представленными в половых клетках какими-то материальными образованиями. Ведь помимо материальной возможна и чисто-динамическая связь, почему нельзя не признать вполне законной и позицию тех исследователей явлений наследственности, которые признают лишь существование в половых клетках известных самостоятельных представителей наследственных свойств организма, не предрешая и даже не затрагивая совсем вопроса, какова природа этих представителей.

Такую позицию занимал, например, один из наиболее видных представителей учения о наследственности Иоганнсен, который называет то, что в половой клетке обусловливает свойство будущего организма, просто геном, считая это понятие вполне свободным от всего гипотетического. «В каждой половой клетке, — пишет он, — имеются особые, при известных обстоятельствах отделимые друг от друга, гены, которые обусловливают реализацию различных свойств».

В дальнейшем нам нередко придется иметь дело с понятиями свойства и гена; не следует забывать, что оба эти понятия были созданы еще умозрительными теориями наследственности, хотя строго доказаны они были значительно позже, с появлением того направления, которое носит название менделизма.

ГЛАВА II.

Вопрос о наследственности приобретенных свойств.

Проблема определения зародышевых клеток. — Обособление полового зачатка. — Ложная наследственность. — Индукция соматическая и параллельная. — Передача механических повреждений и функциональных изменений. — Трансплантация половых желез. — Опыты с насекомыми. — Опыты Каммерера с амфибиями. — Толкование полученных данных. — Случаи появления бластогенных изменений под влиянием внешних воздействий. — Длительные модификации. — Телегония; ксении.

Говоря об умозрительных теориях наследственности, мы отмечали уже, что они дали толчок к разрешению многих вопросов опытным путем. Действительно, если сравнить друг с другом наиболее разработанные теории наследственности, именно Нэгели и Вейсманна, то нам бросится в глаза резкое разногласие между ними по целому ряду вопросов. Решить этот спор может только эксперимент, и к нему и пришлось обратиться.

Если оставить в стороне менее существенные детали или проблемы, не подлежащие опытной проверке, в роде вопроса, является ли наследственная субстанция веществом изменчивым или стойким, то главные разногласия между авторами различных теорий наследственности сведутся к двум пунктам. Во-первых, является спорным, равноправны ли все клетки организма в смысле их обладания наследственным веществом, или существует резкое различие между клетками соматическими и половыми? И в связи с этим — как идет процесс развития зародыша: происходит ли во время него разложение зародышевой плазмы при наличности особого зачаткового пути, как предполагал Вейсманн, или же нет никаких неравнонаследственных делений, как утверждали его противники? Второй пункт разногласий, который предстояло разрешить эксперименту, сводится к вопросу о наследственности приобретенных свойств, т.-е. передают ли организмы потомству хотя бы часть приобретенных ими во время индивидуальной жизни особенностей, или же это совсем не имеет места, как настаивал Вейсманн.

Заметим, что первый из этих спорных пунктов относится не к учению о наследственности, а является одним из основных вопросов особой дисциплины, получившей название *механики развития*, или *экспериментальной эмбриологии* (1 — 2), которая, в отличие от чисто-описательной эмбриологии, стремится путем специально поставленных опытов выяснить самый механизм развития зародыша из яйца и влияние на него

*

различных условий. Те вопросы, которые были намечены нами выше и касаются назначения отдельных частей яйца и их дальнейшей судьбы, составляют в своей совокупности один из важных отделов механики развития, носящий название проблемы определения (детерминации) зародышевых клеток. Мы скажем поэтому об ней всего несколько слов, вопрос же о наследственности приобретенных свойств разберем более подробно.

Исследования, главным образом, Ру, Дриша, Моргана, Вильсона и других показали, что определение клеток развивающегося зародыша начинается у различных организмов на различных стадиях. У одних форм, в роде медуз, иглокожих, ланцетника, клетки даже довольно поздних стадий дробления сохраняют способность в случае надобности давать целый зародыш, что говорит как бы за их обладание полным запасом наследственного вещества. У других форм, в роде гребников, многих червей, моллюсков, дифференцировка клеток начинается значительно раньше, и иногда даже в еще нераздробившемся яйце можно подметить участки, имеющие строго определенную судьбу.

Дриш ввел в механику развития понятия проспективного значения и проспективной потенции клеток дробления или любых частей зародыша. Под именем первого понимают действительную судьбу тех или иных частей зародыша при развитии, под именем второго — их возможную судьбу, т.-е. то, что из них может вообще получиться. — Мы можем сказать, что у многих форм на первых стадиях развития проспективная потенция клеток во много раз шире их проспективного значения, у других же форм ограничение потенции происходит очень рано — иногда еще до дробления — и в этом случае проспективное значение и потенция почти совпадают друг с другом.

Таким образом, одни из этих фактов более гармонируют с теорией Вейсманна, другие же более отвечают воззрениям его противников.

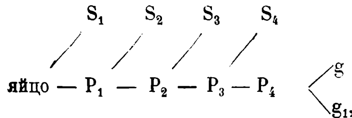
Если, таким образом, идеи Вейсманна о неравнонаследственном делении яйца нашли себе только частичное подтверждение у некоторых форм и не оправдались у других, то это труднее сказать про его представление о существовании особого «зачаткового пути» во время дробления, по которому передается в будущие половые клетки основная масса наследственного вещества. Действительно, у многих форм можно подметить чрезвычайно раннее обособление полового зачатка, при чем иногда он обособляется еще во время дробления и сохраняет далее совершенно изолированное положение среди других клеток.

Впервые наблюдал это явление еще в шестидесятих годах Мечников при развитии тлей и двукрылых, при чем у последних, по новейшим исследованиям Гаспера (1911), уже одна из 4 первых клеток дробления является половой и в дальнейшем идет исключительно на образование полового зачатка, тогда как три других клетки образуют все остальное тело зародыша. В настоящее время число подобных случаев раннего обособления полового зачатка у различных насекомых настолько увеличилось, что скорее

можно считать у них этот случай правилом, чем, наоборот, видеть в нем что-то исключительное, свойственное лишь немногим формам.

Другая группа животных, где раннее обособление полового зачатка является также довольно распространенным явлением, это — ракообразные, особенно представители их низших отрядов и в частности веслоногие (Copepoda), у которых зачатковый путь был тщательно прослежен Гэккером (1897), Амма (1911) и другими. Однако наиболее удобным объектом для изучения этого процесса являются яйца одного из паразитических червей, именно лошадиной аскариды, где это явление было обстоятельно изучено Бовери (1887, 1899).

После первого деления оплодотворенного яйца аскариды каждая из его половин приступает ко второму делению, и в них становятся хорошо заметны хромозомы (рис. 4 A). Однако только в одной из клеток (P_1) они сохраняют свою нормальную форму, в другой же (S_1) утолщенные концы их отбрасываются и резорбируются, средние же части хромозом распадаются на ряд отдельностей, которые во время деления и распределяются по обеим клеткам (A и B). Этот процесс носит название процесса уменьшения хроматина, а клетка, в которой он разыгрывается, является первичной соматической клеткой, другая же — с нормальными хромозомами — представляет из себя первую клетку [зачаткового пути. Последняя при делении дает вторую первичную соматическую клетку(S_2 = EMSt) и вторую клетку зачаткового пути (P_2), при чем первая из них при следующем делении обнаруживает явление уменьшения хроматина, вторая же имеет вполне нормальные хромозомы (B и C). Вторая клетка зачаткового пути с переходом в стадию 8 клеток (D) снова делится на третью первичную соматическую клетку (S_3) и третью клетку зачаткового пути (P_3), а последняя на более поздней стадии дробления (E) производит четвертую соматическую клетку (S_4) и четвертую клетку зачаткового пути (P_4). Наконец, последняя дает две первичных половых клетки(F—g и g_1), которые идут на образование полового зачатка. [1] Схематично этот ход развития можно изобразить следующим образом:



где буквами S обозначены постепенно появляющиеся соматические клетки, обнаруживающие при делении явление уменьшения хроматина, буквы же P относятся к клеткам зачаткового пути с нормальными хромозомами, которые в конце концов приводят к чисто-половым клеткам g.

Развитие аскариды и наблюдающийся во время него зачатковый путь чрезвычайно гармонирует с теорией Вейсманна, и подобное раннее обособление

[1] Быть может, одну из них следует отнести также к соматическим клеткам, но эта деталь лишена для нас значения.

полового зачатка присуще очень многим формам. Мы упоминали уже, что оно довольно часто встречается у представителей типа членистоногих (у насекомых, ракообразных и др.). Кроме аскариды, оно свойственно затем

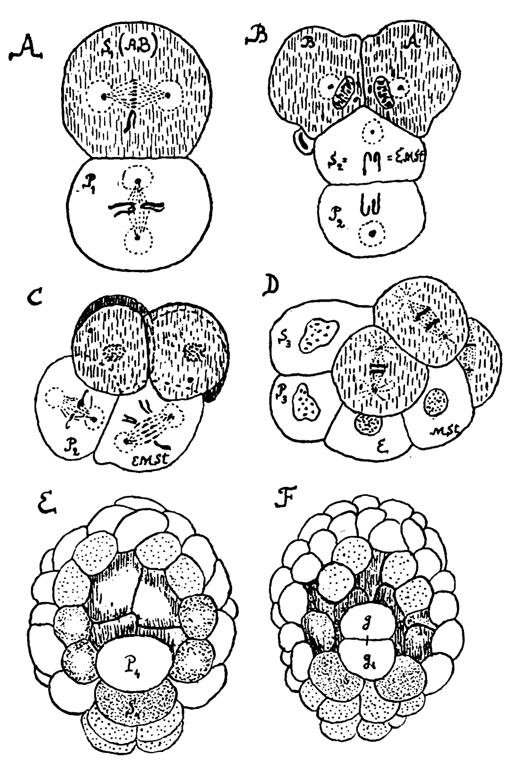


Рис. 4. Дробление и дифференцировка половых клеток у лошадиной аскариды (Ascaris megalocephala): A — стадия 2 клеток, B — стадия 4 клеток, C — стадия 6 клеток, D — стадия 8 клеток, E и F — более поздние стадии; S_1, S_2, S_3, S_4 — первичные соматические клетки; P_1, P_2, P_3, P_4 — клетки, образующие зачатковый путь; g и g_1 — первичные половые клетки. — Из Бовери.

еще некоторым червям, при чем особенно хорошо заметно у червя сагитты (новые исследования Бухнера и Елпатьевского), а также подмечено у представителей и других типов беспозвоночных (моллюсков, кишечнополостных). Наконец, за последнее время накопился ряд случаев этого рода и среди

позвоночных, притом в их различных классах, начиная от рыб и кончая млекопитающими.

Так как случаи этого рода, как видно даже из нашего краткого перечня их, разбросаны по всему животному царству, то многие, совершенно независимо от какой бы то ни было теории наследственности, склоняются к признанию этого явления первичным, свойственным в сущности всем формам, но незаметным у большинства в силу чисто посторонних причин — благодаря тому, что клетки зачаткового пути не выделяются резко от других клеток. Мысль эту нельзя не признать довольно вероятной хотя бы в силу того соображения, что, конечно, половой зачаток был первым органом, обособившимся от других клеток при филогенетическом развитии животного царства, почему очень вероятно повторение этого процесса и в онтогении.

Однако в своих двух посмертных работах Исаев (24,25) настаивает на резком различии между многими низшими животными в роде гидры, губок, планарий, в теле которых имеются особые интерстициальные клетки, обладающие широкой потенцией, и другими представителями животного царства. В отличие от последних, первые должны быть признаны не «индивидуальными», а «дивидуальными» существами, так как даже небольшая часть их тела, благодаря наличию в ней интерстициальных клеток, легко дает целое. Такой же дивидуальный характер носят и растения. Исаев настаивает, что все идеи Вейсманна о соме и зародышевой плазме, а также о зачатковом пути приложимы лишь к индивидуальным организмам, так как у дивидуальных нет различия межу сомой и половыми клетками, поскольку первая наполнена интерстициальными клетками, обладающими широкой потенцией. Возможно, значит, что и вопрос о зачатковом пути допускает двоякое решение, в зависимости от группы организмов, с которой мы имеем дело.

Что касается до проблемы определения зародышевых клеток, взятой в ее целом, то нельзя не признать, что как теория Вейсманна, так и противоположные ей по воззрениям решали этот вопрос слишком односторонне и потому неправильно. Действительные отношения оказались гораздо сложнее, и природа сумела осуществить обе возможности, притом иногда даже у близких друг к другу форм различно. Впрочем, в настоящее время мы лишь приступили к опытному изучению этого вопроса и очень далеки от выяснения того, отчего в одном случае имеют место равнонаследственные деления, в другом случае идет детерминативное развитие и т. д. Пролить свет на эти вопросы может лишь дальнейшее опытное же исследование, результатов которого следует терпеливо дожидаться.

Все это наглядно показывает справедливость высказанного выше взгляда, что значение умозрительных теорий наследственности заключается отнюдь не в том или ином решении известных проблем, чего без участия эксперимента они сделать были не в состоянии, а лишь в постановке этих вопросов и в толчке, данном ими опытному исследованию. К тому же результату придем мы и при рассмотрении данных по другому пункту их

разногласий, именно по вопросу о наследственности приобретенных свойств, к которому мы теперь и переходим.

Вопрос о наследственности приобретенных свойств насчитывает уже более чем столетнюю давность. Впервые он был выдвинут Ламарком, пытавшимся объяснить этим путем весь ход эволюции организмов. Как известно, еще за 50 лет до выхода в свет «Происхождения видов» Дарвина Ламарк в своей книге «Философия зоологии» (32) выступил в защиту эволюционной идеи, при чем он ставил изменение организмов в связь с изменениями внешней среды. На более низко организованные формы среда влияет, по его мнению, прямо и изменяет их непосредственно, на высшие же формы изменения среды оказывают лишь косвенное воздействие: меняются внешние условия, изменяются и привычки животных; в силу этого одни органы начинают функционировать более, другие менее, и это употребление или неупотребление органов изменяет весь облик животного. При этом, конечно, предполагается, что как результаты употребления или неупотребления органов, так и изменения, вызванные непосредственными внешними влияниями, передаются потомству, и, действительно, Ламарк писал: «все, что природа заставила особей приобрести или утратить под влиянием внешних обстоятельств... и, следовательно, под влиянием преобладающего употребления известного органа или под влиянием постоянного неупотребления известной части, все это она сохраняет — путем размножения — в новых особях, происходящих от прежних».

Появление теории Дарвина воскресило и позабытые взгляды Ламарка, при чем последние были более или менее приняты как самим Дарвином, так и сторонниками его нового учения.

Гэккель, как отмечалось уже выше, установил в 1866 году (15) даже два основных закона наследственности: закон консервативного наследования и закон прогрессивного наследования. Первый из них гласит: «каждый организм передает своим потомкам те самые морфологические и физиологические свойства, которые он сам унаследовал от родителей и предков». Второй закон — прогрессивного наследования или наследственности приобретенных свойств — говорит: «каждый организм передает своим потомкам не только морфологические и физиологические свойства, которые он сам унаследовал от родителей, но и часть тех, которые получены им во время его индивидуального существования благодаря приспособлению».

Мы видели выше, что и Дарвин вполне допускал передаваемость приобретенных свойств потомству; так же смотрел Нэгели и многие другие, и вообще эта возможность не вызывала до появления статей Вейсманна особенных сомнений. Мало того, многих исследователей теория подбора, предложенная Дарвином для объяснения эволюции, удовлетворяла очень мало, и они предпочли возвратиться всецело к тем взглядам, которые развивал в свое время Ламарк. Отсюда возникает целая школа биологов, называемых обычно неоламаркистами, так как они пытались объяснить весь ход эволюции прямым или косвенным влиянием внешних условий.

Это стремление у крайних представителей неоламаркизма приняло вид чисто-спекулятивного учения об особом психическом факторе, именно «памяти», широко разлитой в природе и лежащей в основе и явлений наследственности, при чем наследственность приобретенных свойств объясняется тем, что деятельность каждого органа оставляет известный след («энграмму») и в половых клетках. Из представителей этого учения можно назвать Геринга (1870) и Семона (1904), но более подробный разбор его, как совершенно чуждого общему направлению современного учения о наследственности, совершенно не входит в нашу задачу.

Горячим противником учения о наследственности приобретенных свойств выступил, как мы знаем уже, Вейсманн, в теории которого отрицание этой возможности и вера во всемогущество естественного подбора занимают одно из наиболее видных мест. По его мнению, нет ни одного доказанного случая передачи потомству приобретенного свойства, так что возможность подобной передачи более чем сомнительна, а к тому же в допущении ее нет решительно никакой необходимости, так как все случаи этого рода можно объяснить иным, более вероятным путем. Ожесточенный спор, завязавшийся по поводу этого у Вейсманна со сторонниками неоламаркистского учения и, между прочим, со Спенсером, позволил прежде всего расчленить этот вопрос и разобраться во всех его частностях отдельно.

Для нас интереснее всего не чисто-теоретические разногласия между неоламаркистами, с одной стороны, и Вейсманном, с другой, а тот фактический материал, который каждая из сторон может привести в пользу своих взглядов. Для этой цели расчленение вопроса особенно необходимо, почему мы и должны начать именно с последнего.

Отметим прежде всего, что к явлению наследственности приобретенных свойств нередко относят ряд случаев, на самом деле не имеющих с ним решительно ничего общего. Мы имеем в виду при этом передачу потомству различных болезней, восприимчивости к ним или, наконец, невосприимчивости (иммунитета) против известных заболеваний. Сюда относятся случаи «наследственности» алкоголизма, туберкулеза, передачи невосприимчивости к дифтериту и т. д. — Нечего и говорить, что в действительности о наследственной передаче здесь не может быть и речи, почему некоторые и называют эти явления «ложной наследственностью». На самом деле здесь имеет место влияние на зародыш того же токсина или антитоксина, который влиял и на родительский организм, и все эти случаи являются примерами не наследственной передачи, а отравления или инфекции зародыша. Одна и та же причина действует и на него, и на мать, почему и получается впечатление мнимой или ложной наследственности.

В сущности здесь происходит то же, что имеет место, например, при размножении зеленой гидры (Hydra viridis). Последняя отличается от других видов того же рода зеленым цветом, вызываемым присутствием в ее энтодерме одноклеточных зеленых водорослей (зоохлорелл), которые живут с нею в симбиозе, как это наблюдается и у некоторых других животных. При размножении эти водоросли попадают из энтодермы гидры в ее яйцеклетки,

а затем распространяются по телу получающихся из них новых особей, но, конечно, никому в голову не придет видеть в этом особый случай передачи потомству наследственных особенностей.

Интересно, что подобную же передачу из тела матери в яйцо наблюдал Шаудинн (1904) и по отношению к возбудителю одной болезни нашего обыкновенного комара (Culex pipiens): именно здесь передавалось простейшее Trypanosoma noctuae. Нет ничего невозможного в том, что подобным же образом может передаваться и возбудитель сифилиса—близкая к трипанозомам Spirochaete pallida, а также многие бактериальные возбудители других болезней.

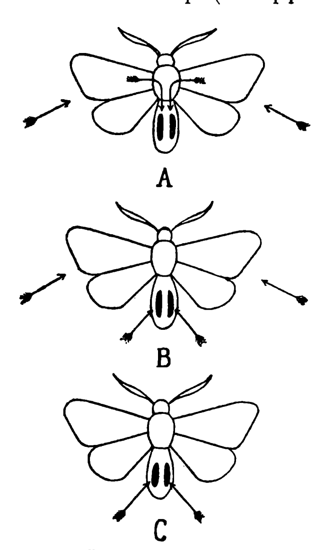


Рис. 5. Возможные случаи наследственности приобретенных свойств: А — соматическая индукция или действие внешнего раздражителя на половые клетки через посредство сомы; В — параллельная индукция или одновременное воздействие и на сому и на половые клетки одного и того же раздражителя; С—внешний раздражитель действует лишь на половые клетки, сома остается без изменений.— По Циглеру из Каммерера.

Отравление яйца или живчика еще в теле родительского организма какими-нибудь токсинами или антитоксинами вполне мыслимо, конечно, и a priori. Прекрасную иллюстрацию к передаче подобного влияния новому организму представляет опыт Ситовского (1905): он подмешивал в пищу гусеницам бабочки Tineola biselliella краску «Судан III», которая окрашивает жир в красный цвет, и добился окраски последнего не только в теле гусеницы и вышедшей из нее бабочки, но и в отложенных последней яйцах—начальной стадии следующего поколения. Однако, все это совершенно не относится к области истинной наследственной передачи, почему все подобные опыты и явления должны быть исключены при рассмотрении вопроса о передаваемости приобретенных свойств.

Что касается до последнего, то влияния внешнего мира с точки зрения передачи их потомству могут быть трех родов, которые необходимо рассматривать отдельно. Во-первых, возможно, что внешние воздействия изменяют лишь какую-нибудь часть соматических клеток, но их влияние не распространяется, по крайней мере прямо, на половые клетки. В случае, если подобное изменение будет передано потомству, необходимо предположить, что существует какое-то воздействие со стороны измененных соматических клеток на половые (хотя бы в том духе, как это представляли Дарвин или Нэгели), и это воздействие со стороны сомы на половые клетки называют обычно **соматической индукцией** (рис. 5 А). Во втором случае

внешнее влияние носит более сильный характер: оно затрогивает не только какой-нибудь один участок сомы, но распространяется на все тело и проникает до половых клеток, изменяя и их. В этом случае воздействие на половые клетки исходит уже не от соматических, а непосредственно из окружающего мира и одновременно с подобным же воздействием и на сому: благодаря этому его называют теперь параллельной индукцией (рис. 5 B). Наконец, в-третьих, возможно, что внешние влияния совсем не изменяют сому подвергшегося им организма, но действуют на его половые клетки, что отражается затем и на потомстве (рис. 5 C). Возникшие этим путем новые особенности могут быть названы бластогенными, точно так же как возникшие по типу соматической индукции — соматогенными. Однако все эти случаи являются пока не более как возможностями, и нам предстоит убедиться, существуют ли они и в действительности.

Соматическая индукция, собственно говоря, и является типичным случаем Ламарка, однако против возможности этого случая некоторые выдвигают прежде всего одно соображение чисто-принципиального свойства. В самом деле, пусть то или иное внешнее воздействие вызывает где-нибудь в соматических клетках изменение A; последнее передается в половые клетки уже в виде другого изменения, которое можно обозначить как a. Мы имеем при этом от первого изменения A ко второму a ряд переходов, которые можно обозначить буквами x, y, z. Из половой клетки получается новый организм, имеющий измененное свойство A, но цепь переходов к нему при развитии от изменения a, бывшего в половых клетках, уже совершенно иная: ее можно обозначить буквами m, n, o. Так как члены этого ряда совершенно другие и не имеют ничего общего с членами ряда, ведшего от A к a, то является совершенно непонятным, почему из половой клетки, измененной под влиянием соматической индукции, получится то же самое изменение, которое возникло под влиянием внешней среды в соматических клетках. Гораздо вероятнее, что при этом возникает какое-нибудь новое изменение, т.-е. получится ряд:

$$A — x — y — z — a — m — n — o — B,$$

чего сторонники существования соматической индукции не допускают.

Однако в этом вопросе главная роль принадлежит не разного рода теоретическим соображениям, а прежде всего фактам, почему мы и должны лишь на основании фактического материала решить, существует или нет явление соматической индукции, а затем проверить то же самое относительно параллельной индукции и чисто бластогенных изменений.

Чрезвычайно важной заслугой Вейсманна является доказательство, что до сих пор нет ни одного строго доказанного случая передачи потомству приобретенных свойств по типу соматической индукции. — Относящиеся сюда случаи можно разделить на три категории: во-первых, деструктивные изменения или механические повреждения, вызванные калечением или удалением органа, во-вторых, функциональные изме-

нения, происходящие благодаря употреблению или неупотреблению органа, и, наконец, близкие к ним психические новообразования. Рассмотрим их последовательно в том же порядке.

Что касается до механических повреждений, то в обыденной жизни время от времени приходится сталкиваться со случаями, как будто доказывающими возможность передачи их по наследству, но подобные примеры при несколько критическом отношении к ним обыкновенно оказываются зависящими от каких-нибудь иных причин. С другой стороны, прямые опыты и более точные наблюдения говорят самым решительным образом против передачи увечий по наследству.

Вейсманн обрезал у мышей хвосты в течение 22 следующих друг за другом поколений, но ни у одной из 1592 мышей, родившихся от оперированных родителей, не было заметно ни малейшего уменьшения длины хвоста. Тот же опыт был повторен Ритцема Бос с крысами и также с отрицательным результатом. — Впрочем, в обыденной жизни некоторые механические повреждения повторяются в течение значительно большего числа поколений и также без всякого результата у потомства. Мы можем указать прежде всего на обрезание, практикующееся у евреев и некоторых других народов, при чем его приходится производить и в наши дни, несмотря на то, что бесчисленное число предков каждого еврея подвергалось этой операции. Бывают, правда, случаи, когда еврейский младенец рождается как бы обрезанным, но подобное явление наблюдается иногда и в тех семьях, где нет ни следа еврейской крови, следовательно, это зависит от каких-то иных причин. То же самое можно было бы повторить про обычай бинтования ног у китаянок, систематическое обрезывание хвостов у некоторых пород овец и собак уже в течение многих десятков лет и т. д. Словом, внимательный разбор всех относящихся сюда случаев заставляет нас согласиться с Вейсманном, что передачи механических повреждений потомству, повидимому, никогда не происходит.

Так же обстоит дело с другим случаем соматической индукции, именно с функциональными изменениями, являющимися результатом употребления и неупотребления органов, которым придавал столь важное значение Ламарк. Излюбленными примерами этого ряда являются сильно развитые и связанные с определенной функцией органы многих форм, как шея жираффы, плавательные перепонки на ногах водяных форм, грудина и грудные мускулы птиц и т. д., или же, наоборот, органы почти неразвитые, лишившиеся своей нормальной функции, как недоразвитые конечности, глаза пещерных и глубоководных форм и другие рудиментарные образования.

Однако относительно всех этих случаев нет ни одного прямого наблюдения, что они возникли благодаря упражнению или неупражнению органов, а имеется лишь только вера, что процесс шел именно таким образом, при чем эта вера особенно широко распространена среди лиц, занимающихся разведением животных. В противовес этой вере Вейсманн выдвинул другое объяснение появления различных функциональных изменений путем под-

бора, при чем это объяснение во многих отношениях является более простым и удобным.[1] Во всяком случае тяжесть доказательства в этом вопросе лежит на стороне тех, кто допускает наследственность функциональных изменений, а оно до сих пор не дано, как и по отношению к механическим повреждениям, почему мы с полным правом можем отрицать и этот случай соматической индукции.

Столь же мало доказательств имеется в пользу наследственности различных психических новообразований, что также допускалось неоламаркистами. Утверждение, будто новая привычка, возникшая под влиянием изменения во внешних условиях, может быть передана потомству в виде врожденного инстинкта, имеет в свою пользу столь же мало данных, как и наследственность функциональных изменений. Дети выдающегося мыслителя получают от него в смысле умственных способностей не более того, что получил он сам от своих родителей, как и атлет не передает своему потомству результатов упражнения своей мускулатуры.

В противоречии с этим стоят недавно появившиеся данные нашего великого русского физиолога И. П. Павлова о наследственности условных рефлексов у мышей (35). Однако опубликованные почти одновременно с ним работы американских исследователей Мэк Довелля и Викари (1924) решительно не подтверждают этого и, напротив, показывают, что результаты тренировки предков не оказывают никакого влияния на обучение потомков. Повидимому, данные Павлова основаны на каком-то недоразумении или ошибке. Подробнее этот вопрос разбирается в имеющихся на русском языке статьях Моргана (34) и Кольцова (31).

Словом, разбор всех тех случаев, где могла бы иметь место соматическая индукция, показывает, что она не только ни разу не была доказана, но и чрезвычайно мало вероятна, так как все изменения, приписываемые ей, возникли, повидимому, совершенно иным путем. В этом отношении Вейсманн был вполне прав, отрицая этот случай наследственности приобретенных изменений, против которого говорит, косвенным, правда, образом, и ряд других опытов.

Мы имеем в виду при этом опыты *пересадки (трансплантации) половых желез*, которые недавно удалось произвести у некоторых форм, при чем до сих пор дело шло, главным образом, о пересадке яичников. Впервые их пересадка удалась Гётри у кур (12), при чем им был пересажен яичник белой курицы в черную, и наоборот. От этих кур, имевших чужой яичник, было получено потомство: черная курица с «белым» яичником была скрещена с белым петухом, белая же курица с «черным» яичником — с черным петухом. В нормальных условиях белые

[1] Особенно доказательна в этом отношении ссылка Вейсманна на появление новых приспособлений у рабочих пчел, муравьев и других общественных насекомых. Некоторые из их особенностей явно функционального характера (хотя бы многие особенности солдат) появились уже после потери этими формами способности к размножению, почему употребление и неупотребление органов в процессе появления этих приспособлений не имели ровно никакого значения, и они были вызваны каким-то другим фактором.

куры от такого же петуха дают белых цыплят, черные — черных, однако в этом опыте от черной курицы с «белым» яичником получились частью белые, частью пестрые цыплята, а от белой с «черным» яичником — исключительно последние. Подобный результат позволил Гётри сделать вывод, что в данном случае на половые продукты влияла чужая сома, в которую был пересажен соответствующий яичник, и, казалось, возможность соматической индукции получила опытное подтверждение.

Тем не менее, опыты этого исследователя с самого начала возбудили подозрение, насколько чисты (в смысле их наследственных свойств) были те куры, с которыми он экспериментировал, т.-е. не могли ли получиться от них пестрые цыплята и без всякой пересадки яичников. И действительно, вскоре чрезвычайно тщательный исследователь — Дэвенпорт (7), повторив этот опыт у кур, получил совершенно другой результат: именно, влияние чужой сомы на потомство решительно ничем не сказалось. К тому же результату пришли два других исследователя — Кастль и Филлипс (5), произведшие пересадку яичников у морских свинок: здесь самка белого цвета с «черным» яичником дала от белого самца 6 молодых, и все были черного цвета, как это обычно бывает при скрещивании белой особи с черной. Отсюда Кастль и Филлипс делают вывод, что трансплантация не изменяет наследственных свойств яичника, т.-е. ничего подобного соматической индукции в данном случае совсем не наблюдается. — Наконец, В. Шульц (37) подверг обстоятельной критике опыты Гётри и показал, что здесь имело место восстановление (регенерация) удаляемого яичника, да и материал, которым пользовался этот исследователь, был небезупречен в смысле чистоты. Такую же регенерацию яичника при полном исчезновении через год пересаженного наблюдал Кальтенбах у уток (27), а Клатт (30), произведя опыты пересадки половых желез у различных рас непарного шелкопряда, вполне подтвердил отрицательные результаты, полученные Дэвенпортом и Кастлем, и у насекомых.

Таким образом, опыты трансплантации половых желез не только не подтверждают влияния соматических клеток на половые, но даже являются одним из аргументов против возможности соматической индукции, почему мы можем признать ее совершенно недоказанной и в общем чрезвычайно мало вероятной.

Отметим, что, кроме половой, возможна и соматическая трансплантация, т.-е. сращивание двух отрезков, принадлежавших различным животным, или приращивание отрезка от тела одной особи к телу другой, как это часто имеет место в садоводственной практике в виде прививки или окулировки. Особенно интересные результаты были получены при этом в растительном царстве, а затем и у некоторых животных, где удавалось получить подобное соединение в одно целое особей, принадлежавших различным видам (так называемые химеры). Однако исследование этого явления показало, что и здесь нет ни одного случая, когда было бы вероятно, чтобы один член подобного соединения изменил свои свойства под влиянием другого, или чтобы это отразилось на их потомстве. Это

обстоятельство позволяет нам не останавливаться на подобных пересадках более подробно, и мы отсылаем читателя, желающего познакомиться с явлением химер, к другим источникам, например, к обстоятельному реферату Исаева по этому вопросу (23).

От явлений соматической индукции, существование которой ничем не подтверждается, мы переходим теперь к индукции параллельной, когда воздействие внешнего мира направляется и на сому, и на половые клетки. До конца прошлого столетия не было точно установленных случаев подобной наследственной передачи, но затем существование параллельной индукции стало подтверждаться и некоторыми опытами. К числу их относятся прежде всего опыты с влиянием температуры на насекомых, затем исследования Каммерера над изменениями инстинктов у некоторых амфибий, и, наконец, его же опыты с окраской саламандр.

Опыты с влиянием температуры на окраску насекомых, главным образом бабочек, производились уже давно целым рядом исследователей. В девяностых и девятисотых годах над этим вопросом особенно много работали Штандфусс и Фишер, которые пришли на основании своих обстоятельных исследований к следующим результатам. — Если подвергать куколок бабочек незначительному охлаждению (от + 10° до 0°) или не особенно сильному нагреванию (36°—41°), то из них получаются сравнительно не особенно сильно измененные формы, иногда обнаруживающие сходство с местными разновидностями (северными или южными) данного вида (рис. 6 — 1 b). Более сильный жар (42° — 47°) или холод (от 0° до — 20°) действуют уже иначе и более сильно изменяют наряд получающейся из такой куколки бабочки (рис. 6 — 1 c, 2 b и c), при чем подобные сильно измененные формы (очень редко попадающиеся и в природных условиях) носят название «аберраций».

Установив этот факт, Штандфусс, а за ним и Фишер поставили специальные опыты для выяснения наследственности подобных температурных уклонений, показавшие их частичную наследственность.

Штандфусс (38) экспериментировал с обыкновеннейшей дневной бабочкой, именно с крапивницей (Vanessa urticae, рис. 6 — 1 a), аберрация которой носит название ichnusoides (рис. 6 — 1 c). Скрестив две подобных аберрации друг с другом, он получил потомство из 200 нормальных и 4 измененных форм (рис. 6 — 1 d). Таким образом, здесь изменение, вызванное действием сильного холода на куколку, было передано 2% потомства. Вскоре подобный опыт был произведен Фишером (11) над другой формой, именно над ночной бабочкой, носящей название бурой медведицы (Arctia caja — рис. 6 — 2 a), при чем здесь аберрации (рис. 6 — 2 b и c) были вызваны также действием холода и дали в потомстве 173 бабочки, из которых 17, т.-е. 10%, получили приобретенное изменение окраски (рис. 6 — 2 d). Такой же процент измененных форм Фишер получил позже, повторив опыт Штандфусса над крапивницей.

В этих опытах как будто имеется (хотя лишь у некоторых особей) наследственная передача изменения, вызванного влиянием внешней среды,

потомству. Однако, здесь возможны и иные объяснения. Гэккер (16) выдвинул для этой цели гипотезу **множественной потенции**, как он назвал ее: согласно этой гипотезе, каждому организму, кроме его нор-

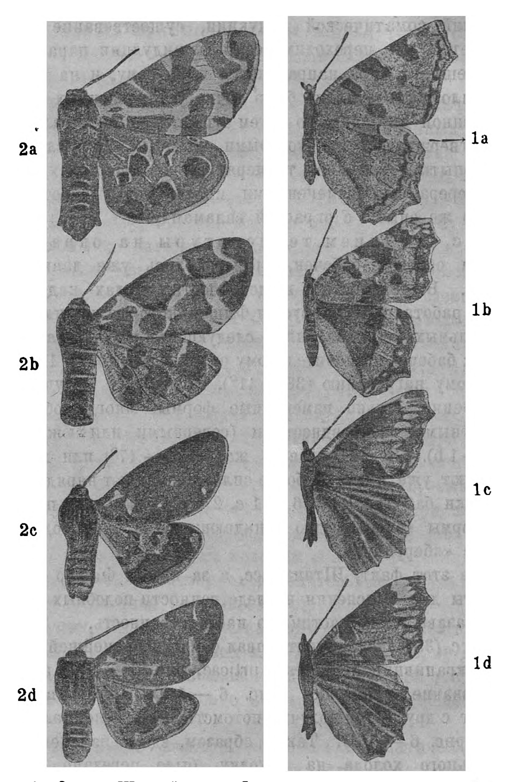


Рис. 6. Опыты Штандфусса и Фишера над наследственностью температурных аберраций у бабочек; 1—крапивница (Vanessa urticae): a—нормальная форма, b—измененная действием умеренного холода, c—аберрация, d—один из ее измененных потомков; 2—бурая медведица (Arctia caja)—обозначения те же, лишь b обозначает ♂ и c—♀ аберрации.—По Штандфуссу и Фишеру из Пржибрама.

мального состояния Z, присущи возможные для него и другие состояния Z′, Z″, Z‴ и т. д., так что то, что кажется нам новым свойством, возникшим под влиянием внешнего раздражения, есть лишь одно из подобных состояний, на время заменившее нормальное состояние Z. Именно таковы, по

его мнению, аберрации бабочек. Эта точка зрения подтверждается по отношению к последним Прохновым (36), который высказывается в том смысле, что «наклонность к образованию аберрации есть нормальное свойство каждой куколки». Федерлей (9) дал недавно этому еще более простое и притом чисто менделистическое объяснение, а именно он считает, что здесь замешаны так называемые однозначные или полимерные факторы, с которыми мы познакомимся дальше, при чем многие из аберраций, по его мнению, обязаны своим возникновением вовсе не температуре, а редкой комбинации подобных факторов.

Благодаря этому мы не можем теперь сколько-нибудь считаться с опытами Штандфусса и Фишера при разрешении интересующего нас вопроса, и, действительно, они давно уже исчезли из многих солидных сводок по генетике, как недостаточно обставленные в смысле проверки чистоты исходного материала. Обратимся поэтому к другим исследованиям, где, повидимому, имела место также параллельная индукция. Особенно много таких опытов произвел Каммерер, и на некоторых из них мы должны также остановиться. Заметим, что сам Каммерер понимает значение этих опытов гораздо шире, вполне допуская здесь возможность и соматической индукции, с чем однако трудно согласиться.

Первая серия опытов Каммерера касается изменения инстинктов, связанных с размножением, у саламандр и жабы-повитухи в зависимости от изменившихся условий существования (28). — У нас в Европе водятся два вида саламандр: обыкновенная пятнистая саламандра (Salamandra maculosa) и черная альпийская саламандра (Salamandra atra). Способ размножения несколько отличен у обоих видов: пятнистая саламандра рождает при нормальных условиях 14—72 личинок с жабрами, которые проделывают метаморфоз в воде (рис. 7 a, b, c), напротив, черная саламандра рождает только двух личинок, но уже проделавших метаморфоз в теле матери и поэтому вполне способных к существованию на суше (рис. 7 g, h, i). Каммерер добился резкого изменения этих особенностей размножения у обоих видов: лишая пятнистых саламандр воды и подвергая их более низкой температуре, он вызвал задержку личинок в теле матери, пока саламандры не перешли к рождению совершенно готовых детенышей (d), притом в количестве всего нескольких штук. Действуя на черных саламандр обратными условиями (обилием воды и высокой температурой), Каммерер приучил их к тому, чтобы они рождали своих личинок на более ранних стадиях развития, снабженных жабрами для жизни в воде (j). Словом, в этих опытах пятнистая саламандра приобрела способ размножения черной, и наоборот, при чем — что наиболее интересно — приобретенная особенность проявилась и в следующем поколении, которое развивалось уже при нормальных условиях (f и k).

Нельзя, впрочем, не отметить, что здесь не исключена возможность, что у каждой саламандры есть способность и к тому и к другому способу размножения, в зависимости от температуры окружающей среды, и тогда возникновение нового свойства в этом случае вообще не имело места.

К тому же здесь было получено лишь одно поколение измененных форм, которое само могло быть задето измененными условиями, и неизвестно, сохранился ли бы измененный инстинкт и в следующих поколениях. Вообще получение по крайней мере двух поколений от измененных форм является существенным условием для проверки результатов поставленного опыта.

Другой опыт Каммерера был произведен над жабой-повитухой (Alytes obstetricans), у которой, как известно, забота о потомстве лежит на самце,

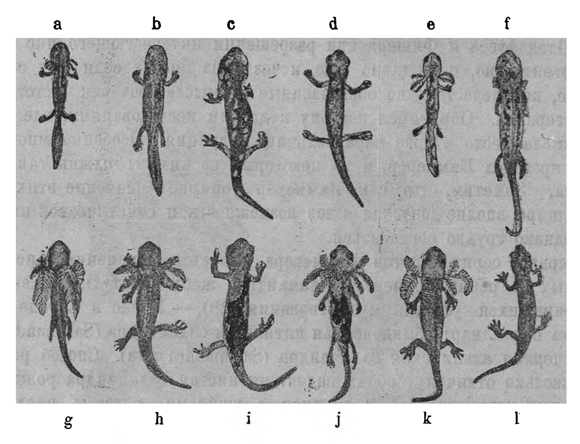


Рис. 7. Опыты Каммерера с саламандрами. Верхний ряд—пятнистая саламандра (Salamandra maculosa): a—нормальная новорожденная личинка, b—личинка перед превращением, c—превратившаяся саламандра, d—новорожденная саламандра, родившаяся превратившейся, e—личиночная стадия в теле матери, f—новорожденная саламандра—потомок особей, родившихся уже превратившимися. Нижний ряд—альпийская саламандра (Salamandra atra): g и h—личиночные стадии из тела матери, i—нормальная новорожденная саламандра, j—новорожденная в воде личинка, k—личинка, родившаяся от родителей, которые сами родились в виде таких же личинок, l—саламандра после превращения из водяной личинки.—По Каммереру из Пржибрама.

и он обматывает ленту яиц, отложенных самкой на суше, вокруг своих задних ног и носит их с собою. Однако при повышении окружающей температуры до 25—30° большая часть жизни повитушек и их копуляция протекают в воде, благодаря чему обматывание яиц, студенистая оболочка которых разбухает, вокруг ног самца становится невозможным, и они предоставляются самим себе. Этот измененный инстинкт довольно быстро фиксируется не только у самих животных, но и у их потомков, живущих уже в нормальных условиях, при чем заметен даже во втором их поколении.

Однако и здесь дело шло, конечно, отнюдь не о возникновении нового инстинкта, а только о проявлении старого, который был свойствен предкам Alytes, как и большинству амфибий, откладывающих яйца прямо в воду. Весьма вероятно, что этот инстинкт вообще имеется у повитушек в скрытом виде, и это соображение лишает данный опыт какой-либо убедительности при разрешении интересующего нас вопроса.

Наконец, в последнем ряду своих опытов Каммерер исследовал изменение окраски у пятнистой саламандры в зависимости от окраски почвы, на которой ей приходится жить, а также в различных условиях влажности (29). Оказалось, что окраска почвы быстро отражается на количестве каждого из пигментов в коже саламандры: при содержании на черной почве количество желтого пигмента заметно исчезает, и животное становится более черным (сравни рис. 8 с и а), при содержании на желтом грунте оно, наоборот, желтеет, и в конце-концов у него вырабатывается сходство с естественной желтой разновидностью саламандры (var taeniata — ср. на том же рис. 8 b и d). Потомство подобных экземпляров, сделанных искусственно более желтыми или более черными, сохраняло и в нормальных условиях свою окраску, т.-е. эти формы были или желтее или чернее обычных пятнистых саламандр (рис. 8 е и f).

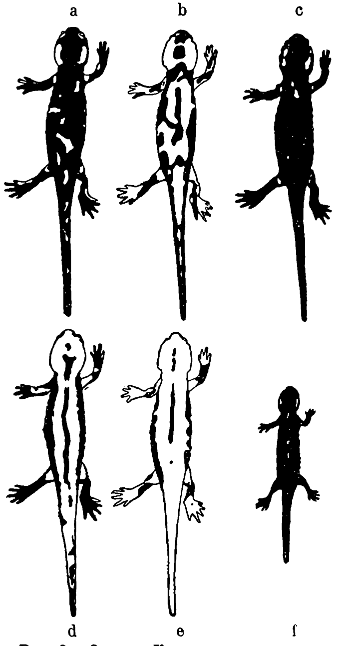


Рис. 8. Опыты Каммерера с пятнистой саламандрой: а — типичная форма, d — желтая разновидность (var. taeniata), b и с — типичная форма, сделанная искусственно более желтой или более черной, е — потомство b и f — потомство с, оба в нормальных условиях. — По Каммереру из Гольдшмидта.

Заметим, однако, что эти опыты Каммерера возбудили у других исследователей ряд сомнений, тем более, что в его сообщениях почти не говорилось о многих существенных пунктах — например, о свойствах и изменчивости исходного материала, о числе опытных животных и т. д. Сомнения эти стали еще более сильными, когда в 1919 году появилась работа Гербста о влиянии различно окрашенного субстрата на рисунок Salamandra maculosa (17), в которой он решительно утверждает, что окраска среды не оказывает на превратившихся саламандр никакого влияния.

Работа Гербста вызвала некоторые возражения со стороны Фриша, Пржибрама и Дембовского, которые указывали, что его методика несколько

*

отличается от методики Каммерера. Гербст самым тщательным образом повторил свои опыты и в 1924 году выпустил новую работу, в которой показал всю неосновательность сделанных ему возражений (18). В этой работе он снова подтверждает то же, что описывал и раньше: саламандры действительно на желтом фоне желтеют, но после превращения эти отличия исчезают, так что о передаче их потомству не может быть и речи.

Итак, опыты Каммерера с окраской саламандр, на которые особенно охотно ссылались сторонники наследственности приобретенных свойств — хотя бы по типу параллельной индукции, оказываются ошибочными и считаться с ними не приходится. Другие опыты того же рода и Каммерера и других исследователей в высшей степени сомнительны, и это обстоятельство заставляет нас принять, что наследственность приобретенных свойств по типу параллельной индукции столь же мало доказана, как и по типу соматической.

Выше мы видели, что против возможности соматической индукции можно сделать весьма серьезные соображения чисто принципиального свойства (стр. 27). Однако те же соображения говорят, как нам кажется, и против возможности параллельной индукции. В самом деле, тот или иной внешный фактор, влияя на сому, вызывает в ней изменение А, и, влияя на половые клетки, обусловливает в них изменение а. Почему же мы должны думать, что из нового наследственного зачатка а при развитии следующего поколения возникнет в соме опять особенность А? Не вероятнее ли, что при этом проявится совсем иная особенность В? А это ведь будет уже отнюдь не параллельной индукцией. Словом, при достаточно критическом отношении к вопросу приходится признать, что в пользу как соматической, так и параллельной индукции нет точно установленных экспериментальных данных и обе они мало вероятны по чисто принципиальным соображениям.

Однако помимо соматической и параллельной индукции возможен и третий случай: вызов к жизни бластогенных изменений путем внешних воздействий, не затрагивающих сому или дающих в ней совсем иной эффект. Насколько возможен этот случай в действительности?

Заметим, что случай этого рода не будет собственно случаем наследования приобретенного свойства, ибо новое свойство возникает здесь сразу в качестве прирожденного, а не приобретенного предыдущим поколением. Подобная возможность очень далека от того, что всегда имели в виду и сам Ламарк и нео-ламаркисты; с другой стороны, Вейсманн в своих позднейших произведениях не возражал против возможности возникновения новых бластогенных свойств под влиянием воздействий среды. Тем не менее логическая связь данного случая со случаем параллельной индукции несомненна, почему их нередко и смешивают друг с другом.[1] Обратимся однако и здесь к разбору фактических данных по этому вопросу.

[1] Тем же самым грешили и мы в прежних изданиях этой книги.

Впервые случай возникновения бластогенного свойства под влиянием внешних воздействий был констатирован американским исследователем Тоуэром у колорадского жука (Leptinotarsa decemlineata) из семейства листоедов, над которым им был произведен и ряд других чрезвычайно интересных опытов (40).

Опыт Тоуэра изображен на нашем рис. 9. Как видно из него, измененные условия (повышенная температура и сухой воздух) не оказывают вообще влияния, если им подвергаются яйца или личинки (ряд 1 a, b), при воздействии же на куколку изменяют окраску вылупляющегося из нее жука, но это изменение не передается потомству, оно не наследственно (ряд 1 c). Напротив, если подвергнуть этим измененным условиям вылупившегося из куколки жука, у которого происходит созревание половых продуктов, то сам он, конечно, не изменяется, но в его потомстве возни-

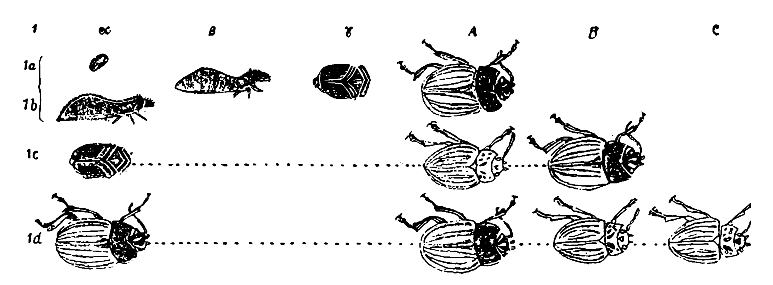


Рис. 9. Опыты Тоуэра над колорадским жуком (Leptinotarsa decemlineata): вертикальный ряд α — нормальное развитие; горизонтальные ряды: 1 a, b — действие повышенной температуры на яйцо и личинку; 1 c — действие на куколку: A — измененный жук, B — его неизмененное потомство; 1 d — действие на жука: A, B и C — его измененное потомство. — По Тоуэру из Пржибрама.

кает изменение окраски, передающееся и следующему поколению, т.-е. наследственное (ряд 1 d).

Разгадка здесь кроется в том, что у личинки, а также у куколки половые продукты еще не созрели, и благодаря этому изменение окружающих условий не отражается на них, а следовательно и на потомстве. Созревание этих продуктов происходит лишь по выходе жука из куколки, и тогда-то и наступает своего рода «чувствительный период» для воздействия через жука на его будущее потомство путем изменения для этого его яиц или живчиков. — Так как откладка яиц происходит у колорадского жука в несколько приемов с довольно длинными интервалами между ними, то Тоуэр получал от одной и той же особи, содержа ее в разных условиях, и измененное и нормальное потомство, в зависимости от того, подвергались ли воздействию ее созревавшие яйца или нет.

Это интересное исследование наглядно показывает, когда можно ждать передачи потомству каких-либо изменений, вызванных внешними усло-

виями. — Непременным условием для этого является воздействие на половые клетки в особый «чувствительный» период их развития, при чем это воздействие должно исходить не от измененной сомы (соматическая индукция), а итти непосредственно из окружающего мира. Отсюда понятно, что возникновение нового свойства мы наблюдаем при этом не у всех, а лишь у тех особей, у которых внешние агенты повлияли на их половые клетки.

К той же категории явлений относятся данные Стоккарда и Папаниколау о влиянии алкоголя на морских свинок (39). В этих опытах морские свинки подвергались ежедневно действию спиртовых паров, и от подобных алкоголизированных родителей получалось потомство, которое уже более не алкоголизировалось. Среди самих опытных животных замечалось только некоторое понижение их плодовитости, а у их потомков нередко наблюдались различные уродства в строении глаз и конечностей, которые несомненно были вызваны отравлением алкоголем тех половых клеток, из которых они произошли. Следовательно, и здесь дело обстояло не таким образом, чтобы алкоголь поражал известные органы опытных животных и эти благоприобретенные признаки передавались потомству (соматическая индукция) или чтобы поражались и органы опытного животного и его половые клетки, а через них те же органы у потомства (параллельная индукция), а просто внешний раздражитель (алкоголь) влиял на половые клетки и благодаря этому возникали новые бластогенные свойства у потомства.[1]

Еще более сильный эффект, чем алкоголь, могут дать рентгеновские лучи. Багг и Литтль получили при освещении мышей этими лучами у потомков целый ряд уродств, которые несомненно возникли под влиянием X-лучей на половые клетки опытных животных. При этом возникали дефекты не только в наружных, но и во внутренних органах (например, отсутствие одной почки), при чем эти дефекты передавались и следующим поколениям (3).

Вероятно, к той же самой категории явлений относятся и сильно нашумевшие опыты Гюйера и Смиса (13, 14) о передаче по наследству дефектов в хрусталике, вызванных у кроликов чисто серологическим путем: при впрыскивании беременным кроличихам кровяной сыворотки курицы, которой предварительно был введен в кровь хрусталик кролика и этим было вызвано образование антитела, в потомстве этих кроличих появлялись отдельные особи со стойким помутнением хрусталика, а иногда и другими ненормальностями в глазу. Эти вновь возникшие особенности оказывались наследственными и передавались потомкам.

Однако Финлей (10), а также Гёксли и Карр-Сандерс (20), проверив данные Гюйера и Смиса на различных грызунах, приходят к заключе-

---

[1] Отметим, что у ряда других форм (мыши, куры, лягушки, бабочки, дафнии) не удалось подметить вредного влияния алкоголизации родителей на потомство. Однако недавно Мэк Довелль наблюдал у крыс неблагоприятное влияние алкоголизации родителей на поведение в лабиринте их не-алкоголизированных потомков (33).

нию, что найденной здесь последними наследственной передачи отнюдь не наблюдается. Таким образом, этот случай требует еще дальнейшего подтверждения, но и он, конечно, не относится к категории наследования уродств, возникших первоначально в соме.

Таковы те экспериментальные данные, которые мы имеем в настоящее время по вопросу о наследственности приобретенных свойств. Общим выводом, который из них можно сделать, является, самое большее, признание наследственной передачи результатов тех раздражений, которые глубоко затрагивают половые клетки, независимо от того, отражаются ли они на соматических клетках подвергшегося им организма или нет, так как эти изменения сомы потомству во всяком случае не передаются.

Нам остается еще коснуться вопроса о том, насколько длительны эти унаследованные раздражения, и какова их истинная природа, при чем в решении этого вопроса заинтересовано кроме учения о наследственности и учение об эволюции, для которого он представляет также большой интерес. И вот с этой точки зрения возможна двоякая оценка значения наследственности приобретенных свойств.

Одни стоят при этом и до сих пор на той же точке зрения, как Ламарк и школа так называемых неоламаркистов, и считают, что произведенные уже опыты и ряд явлений, наблюдаемых в природе, достаточны для того, чтобы признать наследственность приобретенных свойств доказанной и приписать наследственным воздействиям внешней среды господствующую роль в процессе эволюции организмов, которая идет, главным образом, под влиянием именно этого фактора.

Другие придают наследственности приобретенных свойств гораздо меньшее значение и несколько иначе смотрят на произведенные до сих пор в этом направлении опыты. При этом указывается, что еще совершенно не выяснено, как долго сохраняется унаследованное изменение и не исчезает ли оно без следа в следующих поколениях, которые возвращаются, таким образом, к исходному состоянию. Подобное предположение, конечно, столь же мало доказано, как и обратное ему, именно, что унаследованные изменения становятся постоянными, однако сомнения по поводу этого нельзя не признать вполне законными.

Очень поучительны в этом отношении исследования Иоллоса над инфузориями (21, 22), при чем он наблюдал у них появление под влиянием известных раздражений новых особенностей, которые сохранялись затем в течение целого ряда поколений и без участия вызвавших их раздражителей, пока продолжалось бесполое размножение, но затем после конъюгации все же исчезали. Иоллос относит подобные изменения к группе ненаследственных изменений (модификаций), но отличает их особым именем длительных модификаций. Последние, очевидно, затрагивают лишь плазму инфузории, которая сравнима в этом отношении с сомой многоклеточных организмов, но не переходят в наследственную субстанцию, скрытую в ядрах, отчего после полового акта и исчезают совершенно. По мнению

Иоллоса, ряд мнимо наследственных изменений, описанных многими исследователями у некоторых простейших и бактерий, является на самом деле такими же длительными модификациями, т.-е. по существу дела ненаследственными изменениями.

Примеры подобных длительных модификаций можно привести и для высших многоклеточных организмов. Известно, например, что высота головы (так называемого шлема) у мелких пресноводных рачков дафний сильно изменяется в зависимости от температуры и особенно условий питания. Вольтерек (44) удалил у партеногенетической самки одну из ее антенн, служащих главным органом передвижения, отчего яйца этой самки были поставлены в худшие условия питания. В результате два следующих поколения этой дафнии имели укороченный шлем (длительная модификация), но уже третье поколение приобрело нормальную высоту головы (рис. 10). Баур в последних изданиях своей сводки по наследственности

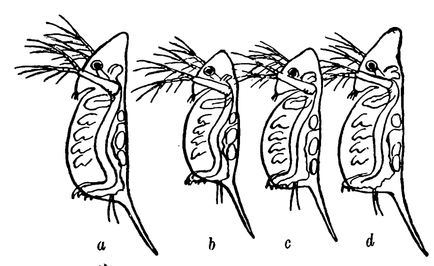


Рис. 10. Опыты с Hyalodaphnis cucullata: а—потомок неповрежденной самки; b, с и d—потомки первого, второго и третьего поколения той самки, у которой была удалена одна из антенн.—По Вольтереку из Баура.

(4) приводит ряд случаев подобных длительных модификаций и у других организмов, в том числе у растений, и обозначает их общим именем «последействия» (Nachwirkung). Невольно является, конечно, вопрос, не сводится ли вообще влияние среды всегда к созданию лишь длительных модификаций, которые при нормальных условиях через несколько поколений исчезают.

Быть может, было бы излишним догматизмом сводить все случаи бластогенных изменений под влиянием внешних воздействий к длительным модификациям, но по отношению к некоторым из них это весьма вероятно. Возьмем, например, описанный выше опыт Тоуэра, в котором под влиянием температуры на куколку появилось ненаследственное изменение окраски жука, а под влиянием того же фактора на жука во время «чувствительного периода» такое же, но уже наследственное изменение (см. рис. 9). Первое было несомненно простой модификацией, а второе легко могло быть и длительной модификацией, несмотря на то, что оно удержалось в течение нескольких поколений.

Возможно, что в других случаях при этом получаются и настоящие наследственные изменения, но все же возникновение их скорее возможно в искусственной обстановке опыта, чем в естественных условиях. Во всяком случае, поскольку дело идет о типично приобретенных свойствах, мы отнюдь не можем присоединиться теперь к мнению Дарвина, который в свое время думал, что про них «в общем итоге можно сказать, что наследственность — правило, ненаследственность — исключение». В настоящее время по этому вопросу, как видно из всего изложенного выше, скорее можно поддерживать диаметрально противоположное положение.

Прежде чем закончить эту главу, остановимся еще на одном или, вернее, на двух явлениях, которые нередко ставят в связь с вопросом о наследственности приобретенных свойств, хотя эта связь и носит скорее исторический характер. Мы имеем при этом в виду явление телегонии и ксений.

Под именем телегонии понимают те случаи, когда наблюдается влияние первого самца, от которого самка давала приплод, на ее потомстве от другого самца, с которым она была случена значительно позже. Вера в подобное влияние первого самца довольно широко распространена среди заводчиков, почему они обычно избегают спаривать чистокровных самок с представителем другой породы или вообще с нечистокровным экземпляром, опасаясь, что влияние такого самца отразится и на следующих приплодах, хотя бы они были получены уже от чистокровного производителя.

Наиболее известный случай этого рода был отмечен еще Дарвином и касался арабской кобылы лорда Мортона, которая принесла сперва жеребенка от самца зебры (кваґги), а затем была покрыта арабским жеребцом, при чем полученный от него жеребенок также имел полосы на ногах и на шее. В зоотехнической литературе не раз отмечались и другие случаи этого рода, касавшиеся собак и других домашних животных.

Однако большинство этих случаев основывается, вероятно, на некритическом отношении к делу и недостаточном исследовании всего явления, почему оно и принимается за случай телегонии. По крайней мере другие более точные наблюдения совершенно не подверждают этого явления, да оно было бы совершенно и непонятно с точки зрения наших современных представлений о сущности оплодотворения.

В частности, что касается до случая, отмеченного еще Дарвином, то он объясняется гораздо проще. Юарт выяснил родословную кобылы лорда Мортона, и оказалось, что она происходит от индийского пони, имевшего такую же полосатость, как и один из ее жеребят от арабского жеребца. Здесь был, таким образом, возврат к типу предка (реверсия, атавизм) или расщепление с точки зрения наших современных представлений. Можно думать, что в этом духе объясняются и другие случаи телегонии: по крайней мере, такой опытный исследователь, как Юарт, произведший множество скрещиваний различных млекопитающих и птиц, в том числе и лошади с зебрами, ни разу не наблюдал подобного явления (8). Не наблюдалось оно, по Иванову и Фальц-Фейну, и в богатой практике известного зоопарка «Аскания Нова» (26).

Если, таким образом, мы можем довольно смело относить явления телегонии к области вымысла, то этого отнюдь нельзя сказать про случаи **ксений**, которые состоят в переносе свойств отцовского организма на такие образования, которые, как некоторые части семени и оболочки плода, казалось бы, происходят исключительно на счет тканей тела матери. Новейшие исследования не только подтвердили существование этого явления, но даже пролили свет на причину некоторых его случаев.

В растительном царстве явление ксений наблюдается чаще всего в окраске семян, вернее их белка, или эндосперма, который, казалось, образуется исключительно на счет материнского организма (из зародышного

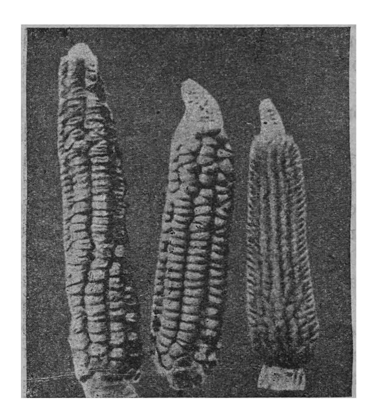


Рис. 11. Явление ксений у кукурузы: слева—початок сахарной кукурузы, справа—початок крахмалистой, между ними початок сахарной кукурузы, опыленной пыльцой крахмалистой.—По Корренсу из Баура.

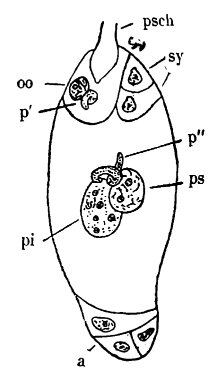


Рис. 12. Двойное оплодотворение у лилии: psch—пыльцевая трубка, p′ и p″—оба мужских ядра, oo—яйцеклетка, ps и pi—ядра зародышного мешка, sy—синергиды, a—антиподы.—По Гиньяру из Гэккера.

мешка семяпочки), тогда как оплодотворенная яйцеклетка дает начало только зародышу, который погружен в семени в массу эндосперма. Однако, как это, например, было вполне точно установлено Корренсом (6), если кукуруза, относящаяся к расе, имеющей желтые семена, опылена пыльцой с экземпляра, имеющего голубые семена, то полученные этим путем новые семена имеют также голубой эндосперм, что свидетельствует о влиянии отцовского экземпляра, который, согласно прежним представлениям, не участвовал в образовании белка семени. Другой подобный случай, касающийся формы семян у той же кукурузы, изображен на нашем рис. 11, и на нем также ясно видно влияние оплодотворения.—Примеры подобного влияния были давно известны и у других растений, при чем иногда здесь дело шло не только о семенах, но и о таких частях, которые относятся

к плоду (у апельсинов, яблок и т. д.), хотя случаи последнего рода пока нельзя считать вполне доказанными.

Поскольку явление ксений касается семян, оно нашло себе исчерпывающее объяснение в открытии у покрытосеменных растений двойного оплодотворения, которое было сделано нашим соотечественником Навашиным (1898) и вскоре подтверждено французским исследователем Гиньяром (1899).

Как известно, у высших растений первичное ядро зародышного мешка в семяпочке путем деления дает начало нескольким различным элементам (рис. 12): яйцеклетке (оо), особым клеточкам, носящим название синергид (sy) и антипод (а), и двум вторичным ядрам зародышного мешка (ps и pi), сливающимся иногда в одно. Пыльцевая трубочка вносит в зародышный мешок два оплодотворяющих элемента, носящих название генеративных клеток и аналогичных живчикам низших растений. Один из них (p′) служит для оплодотворения яйцеклетки, другой же (p″), как установил впервые Навашин, сливается с ядрами или с единственным ядром зародышного мешка, так что здесь происходит не обыкновенное, а двойное оплодотворение. Следовательно, не только зародыш, но и белок семени имеет двойное происхождение, что объясняет влияние на его окраску не только материнского, но и мужского экземпляра. Это объяснение совершенно неприменимо, конечно, в тех случаях, когда влияние последнего сказывается и на плоде, и случаи этого рода, если они действительно существуют, еще ждут своего истолкования.

Еще более интересно существование ксений в животном царстве, где это явление прежде всего отражается на окраске яиц у различных птиц.

Еще в шестидесятых годах Натузиусом было отмечено в литературе, что обыкновенная курица, будучи оплодотворена петухом-кохинхином, начинает нести желтоватые яйца, свойственные последней породе. Это наблюдение подтверждалось затем и другими, а недавно этим вопросом занялся специально Гольдефлейсс (19), который не только подтвердил справедливость подобных наблюдений, но даже показал, что в дальнейшем по отношению к этой особенности происходит расщепление в духе Менделя (см. главу IV), и потомки подобных кур, оплодотворенные своими братьями, несут яйца двух цветов в отношении 3 : 1. Последнее явление кажется нам чрезвычайно важным, и им устанавливается полная аналогия между ксениями у кур и ксениями у кукурузы, где Корренсом наблюдалось также расщепление (которое в последнем случае и должно непременно иметь место, раз здесь происходит настоящее скрещивание с участием двух различных половых элементов).

То же самое явление, т.-е. влияние самца на рисунок скорлупы яйца, наблюдал и А. Чермак, изучивший в этом отношении прежде всего помеси канарейки с различными дикими птичками из семейства вьюрков (Fringillidae) — чижом, коноплянкой, щеглом и другими (42). Он приходит к заключению, что существование ксений при выработке рисунка в яйце птиц не возбуждает никаких сомнений, и это действительно становится

сразу ясным при просмотре приводимых им изображений (рис. 13). Как видно на одном из них (сравни 1 и 2), неоплодотворенное яйцо канарейки вообще лишено рисунка, и последний, очевидно, появляется лишь под влиянием оплодотворения, так что явление ксений заметно здесь и при нормальном размножении, а не только при образовании помесей.

По мнению Чермака, для объяснения этого случая ксений можно сделать два предположения: или принять, что оплодотворенное яйцо оказывает известное влияние на оболочки зародыша—в данном случае на скорлупу, почему здесь и сказывается гибридизация, изменяющая характер зародыша, или же допустить, что какие-то составные части семени влияют и при нормальном размножении на известные ча ти женского полового аппарата, в том числе и на те, которые производят пигменты яйцевой скорлупы.

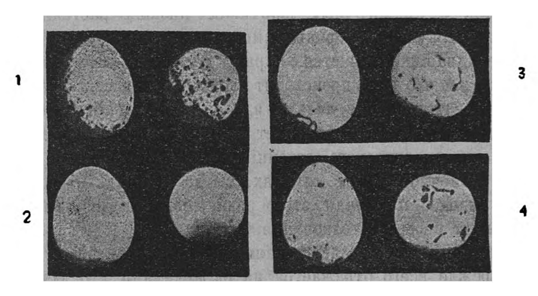


Рис. 13. Влияние оплодотворяющего элемента на развитие пигмента в скорлупе яиц: 1—оплодотворенное яйцо канарейки, 2—ее же неоплодотворенное яйцо, 3—оплодотворенное яйцо щегла, 4—яйцо канарейки от щегла.—Из Чермака.

В своей второй работе по этому вопросу (43) тот же автор вполне подтверждает наличность подобного явления ксений и у кур и приводит некоторые данные в пользу второго из возможных предположений о причинах этого явления (именно, путем воздействия спермы на женский половой аппарат), так как влияние скрещивания было при этом иногда заметно и при последующем чистом разведении. Сущность подобного влияния может быть, конечно, выяснена лишь специальным исследованием, а что последнее чрезвычайно желательно и может дать нам ряд совершенно новых точек зрения, ясно и без особых пояснений. Пока же мы должны остановиться на этом и ожидать разрешения этого загадочного вопроса предстоящими исследованиями, не создавая для этого каких-либо гипотез, которые могут быть сведены на-нет одним удачным экспериментом или таким неожиданным открытием, как открытие двойного оплодотворения.

Справедливость этого замечания видна и из того, что японский ·сследователь Тойама (41) разъяснил ряд непонятных явлений при насле-

довании окраски скорлупы яйца у шелковичной бабочки. Оказалось, последняя зависит здесь от пигментов, отлагающихся частью в скорлупе яйца, частью же в зародышевой оболочке (serosa). Если первая происходит всецело на счет материнского организма, то последняя принадлежит зародышу и имеет вместе с ним двойное происхождение. Это открытие сразу пролило свет на непонятные до тех пор явления окраски яйца у Bombyx mori. Так же просто, быть может, разъяснится и явление ксений у птиц.

ГЛАВА III.

Статистическое изучение наследственности. Метод чистых линий. Мутации.

Статистический метод.— Законы Гальтона.—Фенотип, генотип, чистая линия.—Исследования Иоганнсена. — Роль подбора. — Значение биометрической школы. — Вопрос о возникновении новых наследственных свойств.—Мутации.

Таким образом, умозрительные теории наследственности дали мощный толчок к разрешению ряда вопросов путем эксперимента. Однако на этот путь учение о наследственности вступило не сразу, и большинство работ по вопросу о наследственности приобретенных свойств, которому была посвящена последняя глава, было произведено уже после 1900 года, сыгравшего роль поворотного пункта для этой дисциплины, о чем мы будем говорить еще дальше. Теперь же, чтобы держаться по возможности хронологического порядка, мы остановимся еще на одной попытке разрешить темную область явлений наследственности особым путем, без постановки каких-либо опытов, при чем эта попытка стоит вне всякой связи с разобранными нами выше спекулятивными теориями наследственности, но хронологически является как бы их продолжением. Мы имеем при этом в виду статистический, или, как его иногда называют, биометрический метод изучения наследственности, предложенный впервые Гальтоном (7) (автором теории корня, о которой мы говорили выше) и разработанный затем рядом его последователей, которых нередко называют биометриками.

В чем главная сущность статистического метода изучения наследственности, едва ли требует больших пояснений. При этом, желая выяснить наследование какой-нибудь одной особенности, не ставят специального опыта над небольшим числом особей, как это приходится делать каждому, работающему при помощи экспериментального метода, а наблюдают у возможно большего числа родителей и их детей развитие данного признака и пытаются выяснить этим путем способ передачи его по наследству. «Мы должны итти от наследования в массах к наследованию во все более и более тесных пределах, а не пытаться выводить общие законы из наблюдения индивидуальных случаев»,—писал по этому поводу один из самых видных представителей биометрического метода Пирсон. Между тем, раз-

подобные наблюдения должны производиться над возможно бо́льшим числом особей, то при этом мы вступаем уже в ту область, где приходится прибегать к чисто статистическим приемам исследования, подвергая полученные результаты математическому анализу, как это и делает особая дисциплина, носящая название вариационной статистики.

Статистический метод был впервые приложен к изучению изменчивости еще математиком и антропологом Кетлэ (20), который открыл и основной закон этого явления, носящий теперь его имя. Для более подробного знакомства как с этим законом, так и вообще с явлениями изменчивости мы должны, однако, отослать читателя к другим источникам (1).

Гальтон применил тот же метод и для изучения наследственности, и в этом заключается его главная заслуга. Так как при этом впервые явления наследственности стали изучаться при помощи приемов точного исследования, то Иоганнсен совершенно справедливо называет Гальтона основателем научного учения о наследственности, подобно тому как Кетлэ может считаться таким же основателем точного изучения явлений изменчивости.

Мы не предполагаем излагать здесь всего, что было выяснено Гальтоном, а тем более его последователями-биометриками при помощи применявшихся ими статистических приемов исследования. Наша цель гораздо скромнее: во-первых, пояснить на двух-трех примерах, как работают при помощи этого метода и каковы те законности, которые этим путем можно установить, а во-вторых, насколько статистическое изучение явлений наследственности пригодно вообще и что оно может дать по сравнению с экспериментальным методом. Для этого необходимо разобрать два-три примера, к которым мы теперь и переходим.

Учение об изменчивости различает для каждого признака, который сколько-нибудь изменяется, прежде всего среднюю величину данной особенности. Определять точнее это понятие едва ли нужно, так как оно относится к числу наиболее общеупотребительных, и каждый знает, что понимают под средним ростом, весом и т. д. Как определяют точно среднюю величину каждого изменчивого признака, нас здесь уже не интересует, хотя и этот способ, надо заметить, относится к числу общеизвестных.

Любая особь, которую мы произвольно выберем, довольно редко будет иметь такое развитие данной особенности, которое вполне совпадает с средней величиной последней: гораздо чаще здесь наблюдается некоторое, хотя бы небольшое, уклонение от средней величины, при чем особи, довольно близкие по развитию данной особенности к ее средней величине, попадаются наиболее часто, а чем больше уклонение от средней величины, тем меньшему числу особей оно свойственно. Это правило, на которое и может быть сведен закон Кетлэ в его наиболее упрощенной форме, легко может быть проверено на любой группе особей и по отношению к любому признаку; особенно резко оно бросается нам в глаза, если обратить внимание на многие особенности, свойственные человеку,—рост, вес, умственные способности и т. д. Подобные отношения нередко изображают гра-

фически в виде так называемых вариационных кривых, или кривых изменчивости, которые иллюстрируют, как распределяются особи по отношению к развитию у них данной особенности в виде ряда изменчивости, или вариационного ряда. В идеальном случае, когда исследовано очень много различных особей, такая кривая, как и изображаемый ею ряд изменчивости, вполне симметричны: начинаясь с небольшого числа особей, имеющих минимум развития данной особенности, она поднимается до тех пор, пока не достигнуто среднее развитие последней, которое свойственно всегда наибольшему числу особей, и оттуда столь же постепенно падает к максимуму развития этого признака (рис. 14).

Итак, большая часть особей обнаруживает бо́льшие или меньшие уклонения от средней для них всех величины данной особенности. Спрашивается: передают ли эти особи свои уклонения от средней нормы потомству, или же последнее чем-либо отличается в этом отношении от родителей? Вопрос этот чрезвычайно важен, и Иоганнсен называет его даже главным вопросом всего учения о наследственности, так как от того или иного ответа на него зависит наш взгляд на сущность наследственной передачи. Первый, кто задался целью разрешить этот вопрос, был именно Гальтон, который и применил здесь при этом впервые статистический метод исследования. Мы остановимся лишь на одном из исследованных им признаков, именно, на передаче по наследству роста человека.

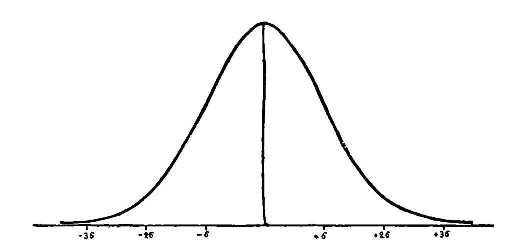


Рис. 14. Идеальная вариационная кривая. — Из Иоганнсена.

Собрать необходимые сведения о достаточно бо́льшом числе семейств является всегда очень трудной задачей. Гальтон справился с ней только потому, что ему пришло в голову объявить премию за представление лучшего описания семейства, в котором были бы даны желательные сведения для возможно большего числа поколений. В результате он собрал около 150 таких фамильных списков, из которых ему удалось извлечь сведения о росте 204 пар родителей и 928 их взрослых детей.

Так как в этом случае рост потомков зависит, конечно, от роста обоих родителей, то пришлось прежде всего определить среднее родительского

роста в каждом семействе $\left(\frac{\text{рост отца} + \text{рост матери}}{2}\right)$. [1] При этом оказалось, что эта величина колеблется от $64_{,5}$ до $72_{,5}$ английских дюймов при средней величине ее около $68_{,5}$ дюймов. Затем был выведен средний рост потомков в каждом семействе, и между ростом родителей и детей оказалась в среднем же следующая зависимость:

Среднее родит. роста	$64_{,5}$	$65_{,5}$	$66_{,5}$	$67_{,5}$	$68_{,5}$	$69_{,5}$	$70_{,5}$	$71_{,5}$	$72_{,5}$
Средний рост детей	$65_{,8}$	$66_{,7}$	$67_{,2}$	$67_{,6}$	$68_{,2}$	$68_{,9}$	$69_{,5}$	$69_{,9}$	$72_{,2}$

Мы можем изобразить теперь эту таблицу несколько иначе, приведя все эти данные не в виде абсолютных цифр, а в виде относительных. Для этого величина среднего класса ($68_{,5}$ у родителей и $68_{,3}$ у потомков) принимается равной 100, а остальные величины выражаются в процентах от нее. При этом получаем:

Среднее родит. роста	94	$95_{,5}$	97	$98_{,5}$	100	$101_{,5}$	103	$104_{,5}$	106
Средний рост детей	96	$97_{,5}$	$98_{,5}$	99	100	101	$101_{,5}$	102	$105_{,5}$

Однако нас интересует здесь лишь вопрос о том, как передаются потомству различные уклонения от средней величины; поэтому лучше, если и эту таблицу мы заменим такой, в которой указана лишь степень уклонения каждого класса от средней величины (со знаком —, если она меньше ее, и со знаком + в обратном случае). Отсюда имеем:

Уклонение родителей . . .	—6	$—4_{,5}$	—3	$—1_{,5}$	0	$+1_{,5}$	+3	$+4_{,5}$	+6
Уклонение детей	—4	$—2_{,5}$	$—1_{,5}$	—1	0	+1	$+1_{,5}$	+2	$+5_{,5}$

Эта последняя таблица дает уже вполне ясный ответ на поставленный выше вопрос, показывая, что уклонения от средней величины до некоторой

[1] Согласно тем же данным Гальтона, было видно, что средний рост мужчин относится к среднему росту женщин, как $1_{,08}:1$. Отсюда явилась необходимость внести в рост женщин необходимую поправку для сравнения его с ростом мужчин, умножая для этого каждое данное для женщины на величину так называемого **полового отношения** (в данном случае $1_{,08}$). Благодаря этому истинная формула среднего родительского роста принимает такой вид: $\frac{♂ + 1_{,08}\,♀}{2}$, где ♂ и ♀ — рост отца и матери.

степени передаются потомству. Однако подобное уклонение родителей никогда не передается детям целиком, а всегда ими наследуется лишь часть его: вместо уклонения 6, бывшего у родителей, получается 4 у потомства; из подобного же уклонения 1,₅ у исходных форм получается только 1-у их детей. Словом, потомки форм, уклонившихся в ту или иную сторону от средней величины признака, свойственного данной группе особей, стремятся приблизиться к этой средней величине, при чем часть уклонения, бывшего у родительских форм, исчезает, а другая часть сохраняется и у потомства. В разобранном нами случае роста человека оказались наследственными приблизительно $^2/_3$ родительского уклонения от нормы; по отношению к другому признаку, также исследованному Гальтоном (величина семян душистого горошка), наследовалась всего $^1/_3$ каждого уклонения и т. д.

Основываясь на этих данных, Гальтон формулировал закон, управляющий, по его мнению, передачей особенностей родителей потомству и названный им **законом регрессии или возврата** (law of filial regression). Последний гласит, что если родительские формы обладают тем или иным уклонением от средней величины, то часть последнего передается потомству (регрессия или степень наследственности от родителей), другая же часть исчезает (возврат к средней величине). Величина регрессии находит себе выражение в так называемой **цифре наследственности**, которая выводится в каждом данном случае статистическим путем; по отношению к росту человека цифра наследственности равна $^2/_3$, у семян горошка всего $^1/_3$ и т. д. Эти цифры, выведенные биометриками для целого ряда различных случаев, носят, повидимому, чисто случайный характер и лишены какого-либо биологического значения. Наконец, сумма регрессии (выраженной цифрою наследственности) и возврата равна всегда родительскому уклонению от средней величины: это ясно из самого определения этих понятий.

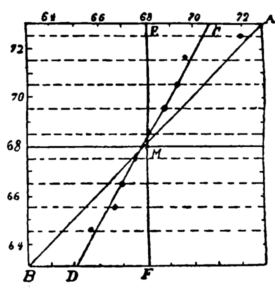


Рис. 15. Графическое изображение закона регрессии. — По Гальтону из Гольдшмидта.

Закон регрессии может быть изображен и графически (см. рис. 15). На одной стороне квадрата мы наносим цифры роста родителей, на другой — средние детей. Если бы рост родителей и детей в среднем совпадали друг с другом (т.-е. регрессия была бы полной = 1, и совсем не было бы возврата), то отношение роста детей к росту родителей выразилось бы диагональю квадрата AB. Если бы, наоборот, дети совсем не унаследовали уклонений родителей и возвращались к средней величине роста (в данном случае около 68), то рост детей всяких родителей изображала бы линия EF. В действительности средние размеры роста детей, обозначенные на рисунке для каждого класса родителей точкой, располагаются по линии CD, которая

проходит между линией AB (полная регрессия) и линией EF (полный возврат). Очевидно, здесь имеет место и частичная регрессия и частичный возврат, и их отношение, согласно теоремам геометрии, в каждом случае равно отношению друг к другу линий EC и CA.

Таким образом, согласно первому закону Гальтона, регрессия, т.-е. степень наследования детей от родителей, никогда не бывает полной и всегда выражается дробью (цифрой наследственности) меньше единицы. Откуда же получается каждой особью остальная часть ее наследства? Очевидно, она может быть получена лишь от более отдаленных предков (дедов и бабок, прадедов и т. д.). Путем чисто-математических построений, входить в которые мы здесь не будем, Гальтон приходит к выводу, что каждая особь наследует от обоих родителей половину своих особенностей, от двух дедов и двух бабок одну четверть, от четырех прадедов и прабабок—одну восьмую и т. д. В результате получается ряд

$$\frac{1}{2}, \frac{1}{4}, \frac{1}{8}, \frac{1}{16}, \frac{1}{32} \ldots ,$$

или

$$(0{,}5), (0{,}5)^2, (0{,}5)^3, (0{,}5)^4, (0{,}5)^5, \ldots$$

сумма членов которого стремится быть равной единице. В этом состоит второй закон Гальтона — закон смешения свойств предков в детях (law of ancestral inheritance).

Первоначально он был получен как дальнейшее (чисто математическое) развитие закона регрессии, но затем Гальтон произвел и здесь статистическую проверку, которая, казалось, дала подтверждение этому закону (8). Он воспользовался для этого данными о породистых таксах, занесенных в родословные книги, и, исходя из своей формулы, вычислил, каково должно быть число трехцветных такс от известного числа родителей, дедов и прадедов, цвет которых был известен. Действительное число (568) оказалось довольно близким к ожидаемому (571), что в глазах Гальтона подтвердило справедливость его второго закона.

Последователь Гальтона Пирсон разработал этот вопрос более подробно на основании более сложных математических методов и приходит к установлению несколько иного ряда, чем дал Гальтон; именно, часть, унаследованная от родителей, принимается им бо̀льшей, а от предков — меньшей чем вычислил этот исследователь (25). Входить в детали этого вопроса не представляет для нас здесь особенного интереса, тем более, что и сам Пирсон считает теперь этот закон лишь простым описанием того, что наблюдается при исследовании статистическим путем множества особей.

Открытие законов Менделя, в частности так называемого расщепления в потомстве скрещивающихся друг с другом различных форм (к чему мы перейдем в следующей главе), нанесло закону смешения свойств предков в детях решительный удар, показав, что он в лучшем случае пытается дать описание того, что происходит, истинная же сущность последнего

остается для него совершенно неясной, и статистическое исследование этого явления совершенно не приближает нас к пониманию этой сущности.

Мы приходим, таким образом, к вопросу об общей пригодности статистических приемов для изучения явлений наследственности и о ценности выведенных этим путем законов, в роде разобранных нами законов Гальтона. Разрешение этого вопроса неразрывно связано с именем одного из наиболее выдающихся исследователей явлений наследственности и изменчивости, профессора физиологии растений в Копенгагене Иоганнсена (13 — 15). Мы остановимся здесь лишь на той части его исследований, которая имеет прямое отношение к явлениям наследственности вообще и их статистическому изучению в частности.

Иоганнсен поставил себе целью проверить справедливость закона регрессии или возврата Гальтона, который, по его мнению, является важнейшим из всех законов наследственности, выведенных чисто статистическим путем. Что это действительно так, видно хотя бы из того, что, как было отмечено выше, второй закон Гальтона является простым математических выводом из первого. Среди других законностей, выведенных биометриками, закон регрессии также играет первенствующую роль.

Однако, по мнению Иоганнсена, чрезвычайно важным недостатком того материала, который лег в основу всех этих биометрических исследований, было отсутствие уверенности в его полной однородности. В самом деле, например, Гальтоном были собраны данные о росте членов 204 различных человеческих семейств или об окраске такс, занесенных в родословные книги, но ведь в населении Англии, несомненно, смешаны потомки самых различных народностей, и многие из исследованных в отношении роста семейств имели, наверное, совершенно иное происхождение, чем другие, и то же самое приходится сказать и о таксах. Эта неоднородность материала легко могла отразиться и на правильности тех выводов, которые были сделаны путем его изучения.

Вообще мы должны строго различать те два понятия, на которые распадается наше представление о «типе», присущем каждой группе особей. Последние могут быть совершенно одинаковы по своей внешности, как более или менее одинаковы все англичане, все животные или растения, относимые нами к одному виду или к одной какой-нибудь породе. Однако подобная однородность очень часто является только внешней или кажущейся, так как относящиеся сюда особи могут быть совершенно различными по своему происхождению и своим наследственным свойствам. Подобный тип, однородный лишь по своей внешности, Иоганнсен и предложил назвать ф е н о т и п о м (кажущимся типом).

Противоположностью последнего является г е н о т и п, т.-е. тип, однородный не только по внешности, но и в смысле наследственного состава, в смысле обладания одинаковыми наследственными зачатками (генами). Сюда будут относиться прежде всего потомки одной и той же пары особей, если только их родители не были сами продуктом смешения двух различных типов, а затем и вообще все те формы, которые имеют друг с другом не

только чисто-внешнее сходство, но и вполне одинаковы по своему наследственному составу.

Нечего и говорить, что статистическое исследование имеет дело всегда лишь с фенотипически однородным материалом, а вопрос о его генотипической однородности при этом совершенно и не поднимается, да последней, вероятно, никогда в таких случаях и не бывает. Это является наиболее слабой стороной каждого биометрического исследования и выведенных путем его законов, в том числе и закона регрессии. Чтобы дать полную доказательность последнему, нужно проверить его на истинно, т.-е. на генотипически-однородном материале, чем и занялся Иоганнсен.

Конечно, при этом нужно было прежде всего изменить самый метод исследования и заменить собирание случайного материала, практикуемое биометриками, постоянным анализом свойств тех экземпляров, которые становятся объектами исследований. Центр тяжести переносится при этом с массы особей, из которой исходит всякое статистическое исследование, на отдельную особь, и таким образом Иоганнсен пришел к тому, что он называет принципом индивидуального испытания потомства.

Этот принцип очень прост и давно уже применялся в садоводственной и сельскохозяйственной практике. Так как впервые его ясно формулировал известный французский садовод Вильморен, то Иоганнсен нередко называет его также принципом Вильморена, хотя, конечно, поскольку дело касается чистой науки, правильнее говорить о принципе Иоганнсена. Сущность последнего состоит в том, что тщательно изолируют семена каждого отдельного материнского растения и затем наблюдают и сравнивают друг с другом потомство каждого из опытных растений отдельно. На помощь этому принципу приходит еще и то, что у многих растений возможно самооплодотворение, следовательно, мы можем получить здесь от одной особи несколько поколений потомков без участия какого-нибудь другого растения, т.-е. иметь безукоризненно однородный материал, совершенно чистый генотип. Для потомства такой одной самооплодотворяющейся особи Иоганнсен предложил название чистой линии, получившее теперь полное гражданство в научной литературе.

Таким образом, Иоганнсен задался целью проверить закон регрессии Гальтона не на случайно собранном материале, а на чистых линиях, при чем главным объектом для этого послужила обыкновенная фасоль (Phaseolus vulgaris).

Иоганнсеном было исследовано несколько отдельных свойств фасоли, но так как результаты здесь вполне совпадают друг с другом, то мы остановимся лишь на одном из них, именно на весе семян.—Если подвергнуть изменчивость веса семян обычному статистическому исследованию, не задаваясь вопросом об их происхождении и генотипической однородности, то мы получим обычный ряд изменчивости: крайними членами являются здесь веса в 10 и 90 сантиграммов, при чем подобных семян попадается меньше всего, средним же весом является вес около 48 сантиграммов, и большинство семян имеет вес, близкий к этой средней величине (40—55 *cg*).

Если произвести опыт на этом материале, генотипическая однородность которого более чем сомнительна, и получить новое поколение или только из наиболее крупных или только из наиболее мелких семян, то мы увидим здесь то же самое, что наблюдалось Гальтоном по отношению к росту людей. Семена тех растений, которые получены из наиболее крупных и тяжелых семян, будут в среднем крупнее и тяжелее, семена растений, полученных из наиболее мелких и легких семян, напротив, — легче. Это уклонение от средней величины оказывается у потомства меньше, чем у исходных форм, как и должно быть согласно закону регрессии, раз имеет место частичный возврат к средней величине.

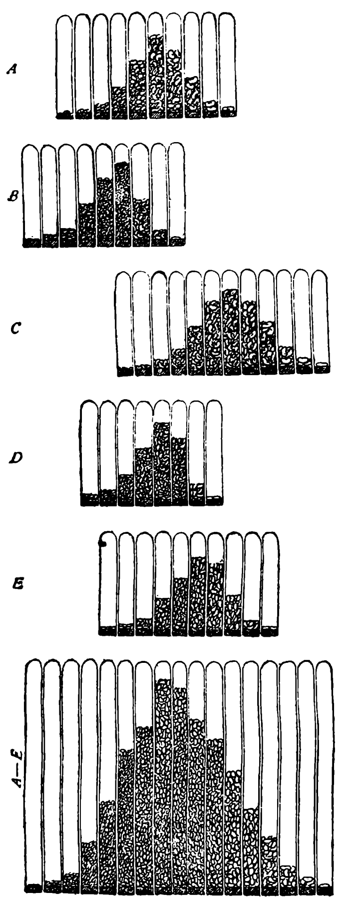


Рис. 16. Изменчивость семян в чистых линиях фасоли — *A, B, C, D, E* — и в популяции из них (*A — E*). — По Иоганнсену.

Иоганнсен, однако, не решился приписать этому опыту какое-либо значение, раз он был произведен им лишь на фенотипически однородном материале, и решил повторить его на отдельных чистых линиях фасоли, т.-е. с потомством одного единственного самооплодотворяющегося растения. Однако каковы же колебания веса семян в подобных отдельных чистых линиях фасоли, а также их средний вес? Совпадают ли здесь ряды изменчивости с подобным рядом для фасоли вообще, о котором мы уже говорили (10 . . . . . 48 . . . . . 90), или же в каждой чистой линии фасоли наблюдаются свойственные только ей отношения?

Определение изменчивости веса семян в потомстве отдельных экземпляров этого растения, т.-е. в его различных чистых линиях, показало, что ряды изменчивости последних довольно резко отличаются как друг от друга, так и от ряда изменчивости, приведенного нами выше для фасоли вообще, хотя последний и возникает из совокупности подобных рядов для всех чистых линий данного вида. Чтобы сделать это понятнее, приведем

крайние уклонения и средний вес для тех чистых линий, которые были найдены Иоганнсеном у фасоли, при чем все эти данные относятся к одному году (1902), так как в различные годы средний вес семян под влиянием различных условий может заметно изменяться (см. дальше рис. 17).

Итак, изменчивость веса семян в отдельных чистых линиях фасоли носила в 1902 году следующий характер:

	Наименьший вес.	Средний вес.	Наибольший вес.
Линия A	35	64,2	90
» B	25	55,8	85
» C	35	55,4	80
» D	25	54,8	75
» E	25	51,2	70
» F	25	48,2	75
» G	20	46,5	80
» H	20	45,5	65
» I	15	45,4	65
» K	20	45,0	65
» L	20	44,6	70
» M	20	42,8	65
» N	10	40,8	65
» O	10	35,1	50
» P	25	45,3	70
» Q	20	49,2	65
» R	25	45,5	60
» S	20	48,9	65
» T	30	50,6	65
Весь материал	10	47,9	90

Ту же картину мы видим на рис. 16, который изображает изменчивость величины семян в пяти отдельных чистых линиях фасоли и в общей популяции из них. Данные таблица и рисунок наглядно показывают нам, что при более тщательном исследовании многие фенотипы, т.-е. кажущиеся нам однородными группы животных и растений, в данном случае вид «фасоль», состоят на самом деле из ряда отличных друг от друга генотипов, каковыми являются здесь различные чистые линии фасоли. В самом деле, если даже не касаться других признаков и остановить внимание на одном весе семян, то становится вполне ясным, что потомства отдельных экземпляров фасоли, идущие от них чистые линии, довольно сильно отличаются друг от друга. В линии A наименьший вес в 1902 году равнялся 35 *cг*, между тем в линии O эта величина была средним весом. Последний в линии A был равен 64 *cг*, а во многих других линиях (H, I, K, M, N и др.) этот вес являлся уже предельным. Словом, вид «фасоль», однородный по своей внешности (фенотипически), распадается на ряд

отдельных чистых линий или генотипов, у которых эта однородность носит более глубокий характер, и именно с этими-то чистыми линиями фасоли Иоганнсен и поставил опыты для проверки закона регрессии Гальтона.

Итак, что же получится в этом случае, если и здесь мы будем отбирать для получения следующего поколения лишь самые крупные и самые мелкие семена? Иоганнсен проделал этот опыт над целым рядом чистых линий фасоли по отношению к их различным признакам, в течение нескольких лет в каждой, и всюду получил один и тот же результат, резко отличающийся от того результата, который был получен им до того на однородном лишь фенотипически материале. Оказалось, что в чистых линиях отбор самых крупных или самых мелких семян не-

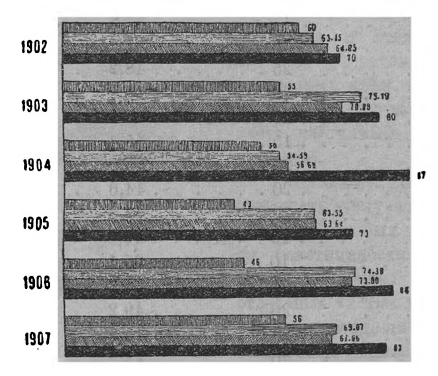


Рис. 17. Подбор в течение 6 поколений в одной из чистых линий фасоли: для каждого года графически изображен средний вес наиболее легких семян (сверху) и средний вес их потомства (под ними), средний вес наиболее тяжелых семян (снизу) и средний вес их потомства (над ними). — По данным Иоганнсена из Грубера и Рюдина.

оказывает никакого влияния на характер полученного из них потомства, которое имеет и в этом случае типичную для данной линии среднюю величину.

Наш рис. 17 изображает результат подобного опыта с отбором самых тяжелых и самых легких семян в чистой линии А в течение 6 поколений. Хотя, например, легкие семена имели в 1901 году средний вес около 60 *сг*, а тяжелые около 70 *сг*, но средний вес семян в потомстве тех и других был близок к 64 *сг* — среднему весу семян в данной чистой линии в 1902 году. Еще заметнее сказалось это на результате опытов 1905, 1906 и 1907 годов: например, в первом из них средний вес у потомства как легких, так и тяжелых семян был также близок к 64 *сг*, между тем для опыта были отобраны легкие семена, весившие в среднем 43 *сг*, и тяжелые с средним весом около 73 *сг*.

Было бы излишне приводить результаты других подобных опытов Иоганнсена, так как они носят совершенно тот же характер и свидетельствуют о полной ненаследственности уклонений от средней величины в генотипическом чистом материале, в чистых линиях. Возвращаясь к тем обозначениям, которые были предложены Гальтоном, мы можем сказать, что в чистых линиях происходит полный возврат к средней величине, а величина регрессии, выражаемая цифрой наследственности, равна здесь нулю. «Личные качества родителей, дедов и вообще каких-либо предков, — говорит Иоганнсен, — не оказывают, насколько позволяют судить об этом мои опыты, никакого влияния на средний характер потомства».

Чем же можно объяснить тогда результат, полученный в свое время Гальтоном и подтвержденный многими биометриками? Исключительно тем, что всякое статистическое исследование имеет дело со смешанным, а не с генотипически чистым материалом. В пределах каждого вида, породы, расы и т. д. имеется обыкновенно несколько отличающихся друг от друга генотипов, которые, покуда они смешаны друг с другом, производят впечатление одного общего типа, являющегося, конечно, фенотипом. Начиная производить подбор в подобном смешанном материале, мы легко можем добиться выделения одного из его генотипов, у которого данная особенность вообще выражена сильнее или слабее, и этот результат легко может быть истолкован в том смысле, что благодаря подбору сместилась средняя величина, произошла регрессия в духе Гальтона.

Предположим, мы производим у той же фасоли отбор наиболее крупных семян. Раз в нашем материале смешаны различные чистые линии, легко может случиться, что мы выделим при этом сперва чистую линию E (средний вес 51,2 *cг*), затем B (средний вес 55,8 *cг*) и, наконец, A (средний вес 64,2 *cг*), и это может быть истолковано, как последовательное смещение средней величины под влиянием последовательного отбора наиболее тяжелых семян. Неправильность этого взгляда станет ясна лишь после того, как мы прибегнем к принципу индивидуального испытания потомства, т.-е. начнем работать с чистыми линиями. Здесь подбор ничего не в состоянии сделать, и потомство крайних членов ряда носит тот же характер, что и потомство средних, хотя бы мы продолжали подобный подбор в течение ряда поколений.

Таким образом, исследования Иоганнсена показали, что закон регрессии применим лишь к смешанному, однородному лишь фенотипически материалу, на чистом же генотипически материале он не находит себе ни малейшего подтверждения и должен быть признан неправильным. Помимо того, при этом было выяснено истинное значение подбора, границы действия которого теперь могут считаться точно установленными.

Дарвин построил свою теорию эволюции на признании подбора (будет ли он естественным или искусственным) тем главным началом, от которого зависят изменения организмов, откуда и заглавие его сочинения «Происхождение видов путем естественного подбора» (1859).

Особенно большое значение подбору для объяснения процесса эволюции было придано школой так называемых неодарвинистов, наиболее видным представителем которых был Вейсманн. Однако творческая роль подбора, способность его создавать новые наследственные изменения долгое время оставалась недоказанной. Исследования Гальтона, особенно его закон регрессии, казалось, дали полное подтверждение взглядам неодарвинистов на подбор, показав, что часть каждого уклонения от средней величины является наследственной, следовательно, путем подбора можно вызывать смещение средней величины в ту или иную сторону; Пирсон даже вычислил, что если бы можно было применить искусственный подбор в человеческом обществе, то через 6 поколений можно было бы получить новую расу людей с средним ростом в 5 футов, который является теперь почти наименьшим.

Исследования Иоганнсена разрушили эту наивную веру во «всемогущество естественного подбора», как выражался Вейсманн. Они показали, что подбор, действительно, смещает иногда среднюю величину, но это происходит лишь в смешанном материале и объясняется выделением отдельных генотипов или чистых линий. Как только этот процесс закончен, отдельные генотипы выделены, подбор оказывается совершенно бессильным, а средняя величина постоянной. «Подбор, — замечает Иоганнсен, — только отбирает представителей уже существующих типов; эти типы отнюдь не создаются им постепенно — они лишь отыскиваются и изолируются».

Впрочем, говоря об этом, мы несколько уже уклонились в сторону и перешли к обсуждению вопросов изменчивости и эволюции, которые лежат уже вне наших ближайших задач. В силу этого мы не будем говорить больше о других исследованиях Иоганнсена и отметим лишь, что полученные им данные вскоре получили полное подтверждение с самых различных сторон.

Метод чистых линий гораздо более приложим к растениям, да к тому же он был еще до Иоганнсена уже известен сельским хозяевам и садоводам под названиями метода изоляции или однократной селекции (выбор сразу одного растения с желательными особенностями). Вот почему идеи Иоганнсена встретили среди сельских хозяев и ботаников самый широкий отклик, и в настоящее время мы имеем ряд исследований над растительными объектами, вполне подтверждающих ввыоды Иоганнсена. Сюда относятся работы, главным образом, над нашими сельскохозяйственными растениями целого ряда исследователей (особенно Фрувирта (6) и многих других), на которых, однако, мы останавливаться здесь не будем. Гораздо интереснее, что выводы Иоганнсена нашли себе подтверждение и среди объектов, относящихся уже к животному царству, где в большинстве случаев участие двух особей в произведении потомства является обязательным, следовательно, не может быть уже и настоящих чистых линий.

Правда, в более редких случаях и особенно у низших представителей животного царства наблюдается бесполое или же девственное размно-

жение, когда все потомство, как и при самооплодотворении, происходит только от одной особи: в этом случае можно говорить и о чистых линиях у подобных организмов.[1] Так, известный американский исследователь Дженнингс (11), изучив в этом отношении обыкновеннейшую инфузорию Paramaecium, убедился, что по отношению к величине ее тела у нее имеется ряд различных чистых линий, изображенных на нашем рис. 18.

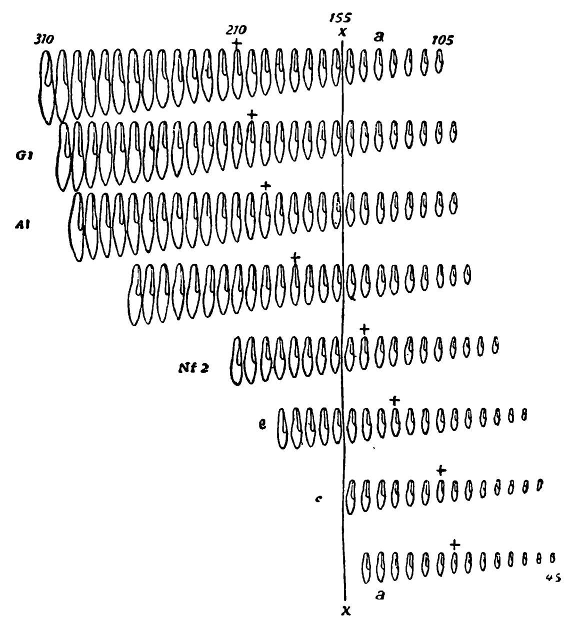


Рис. 18. Чистые линии инфузории Paramaecium: линия × × обозначает среднюю величину всех инфузорий, знаки + средние величины отдельных линий, цифры — величины в тысячных долях миллиметра (микронах). — По Дженнингсу из Гольдшмидта.

Поставив ряд опытов с действием подбора на это простейшее, он пришел к заключению, что здесь, как и во всех опытах над чистыми линиями из растительного царства, потомство крайних членов ряда всегда возвращается к средней величине данной чистой линии.

[1] Теперь в этих случаях пользуются чаще особым термином, именно говорят уже не о чистых линиях, а о *клонах*. Таким образом, чистые линии наблюдаются лишь там, где возможно самооплодотворение, клоны же — при бесполом и партеногенетическом размножении.

Совершенно такие же результаты были получены при подборе в чистых линиях при бесполом размножении гидр [Ганель (9) и Лэшли (17)] и при партеногенетическом у дафний [Вольтерек (31)] и тлей [Юинг (5)].

Однако еще интереснее, что то же самое удалось обнаружить у таких животных, которые постоянно размножаются половым путем. Подобные опыты были проделаны, во-первых, Тоуэром (28) над упоминавшимся уже выше колорадским жучком Leptinotarsa decemlineata, при чем он стремился добиться путем подбора увеличения темных пятен на переднеспинке этого жука, и Пёрлем (22, 23, 24) по отношению к числу откладываемых яиц у кур. И в том и в другом случае действие подбора не дало никаких результатов, и потомство крайних членов ряда продолжало возвращаться к средней величине.

Приведем один пример из опытов Пёрля над курами. «Носкость» кур он определяет числом яиц, откладываемых или в течение всего года или только в течение четырех зимних месяцев. Путем подбора он мог выделить здесь несколько линий [1], довольно различных в этом отношении: у наиболее продуктивных из них число зимних яиц было в среднем больше 40, у наименее продуктивных — около 20 и ниже. Однако дальше, когда эти линии были уже выделены, действие подбора совершенно перестало сказываться, и куры с носкостью, например, свыше 60 зимних яиц (крайние члены ряда) давали от генотипически однородных с ними петухов потомство, у которого средняя носкость была немногим больше 20 зимних яиц.

Вслед за тем появилось новое исследование в этом направлении над американской плодовой мухой Drosophila melanogaster, принадлежащее Мэк Довеллю (18). Он пытался увеличить путем подбора число добавочных щетинок на груди, что и удалось ему в течение первых поколений, пока не были окончательно выделены отдельные генотипы, но затем подбор не оказывал уже никакого влияния. Такие же результаты были получены у этой формы и другими исследователями.

Нельзя не отметить, что за последние годы появились некоторые работы, в которых подбору приписывалось и на генотипически однородном материале известное действие.— Сюда относится прежде всего обширное исследование Кастля и Филлипса над подбором пятнистости у крыс (3), результаты которого, однако, были признаны позже и самими его авторами ошибочными (4).— Затем известный сдвиг средней величины некоторых особенностей в результате подбора был описан Дженнингсом в чистых линиях корненожки Difflugia corona (12), Рутом у другой корненожки — Centropyxis aculeata (27), Гегнером у корненожки же Arcella dentata (10), Банта у дафний (2) и Зелени (32) у мухи Drosophila melanogaster.

[1] Пёрль называет у кур потомство генотипически-однородных особей, которое дальше размножается без участия постороннего элемента («в себе», по выражению заводчиков), кровными линиями («blood lines»). Последние более или менее отвечают чистым линиям в растительном царстве и клонам у форм, размножающихся бесполым путем.

Общей особенностью всех этих наблюдений является то, что подбор оказывал свое действие не во всех, а лишь в некоторых линиях, и не все время, а лишь в течение нескольких поколений, после чего и в такой линии он не давал, как и всегда, результатов. В чем здесь дело, лучше всего видно по последней по времени появления работе Зелени над Drosophila: ему удалось установить, что когда подбор оказывал свое действие, это объяснялось происшедшим в такой культуре внезапным изменением генотипа — так называемой мутацией, о которых мы сейчас будем говорить. Подобные мутации наблюдаются у всех организмов — у одних чаще, у других реже, и авторы указаннных выше работ в своих опытах подбора наталкивались случайно на такие мутации, чем объясняются и полученные ими результаты.

Словом, все эти данные показывают, что Иоганнсен был совершенно прав, отрицая действие подбора и регрессию в пределах генотипически однородного материала. Данные из животного царства, особенно где нет уже настоящих чистых линий, дают этому полное и окончательное подтверждение.

Этот вывод Иоганнсена, столь быстро подтвержденный и другими исследованиями, представляет выдающийся интерес для учения об изменчивости. Очень важен он, конечно, и для учения о наследственности, но еще более важна его другая сторона.—Исследования Иоганнсена нанесли сильный удар всем построениям биометриков, показав, что они строят свои здания в области учения о наследственности в значительной степени на песке, имея дело лишь с фенотипически- (а не генотипически-) чистым материалом. Все законы, выведенные при помощи статистических приемов исследования, являются поэтому отнюдь не биологическими законами, действительно управляющими данным явлением, а чисто статистическими законностями, выведенными путем наблюдения множества отдельных случаев, истинные причины которых как были, так и остаются при этом все же неясными.

Биометрикам казалось, что они открыли новую эпоху в изучении наследственности, что они в скором времени выяснят истинные законы последней, при том облеченные в точную математическую форму. Однако все это оказалось увлечением, а основной путь этой школы ошибочным. «Мы должны разрабатывать учение о наследственности с помощью математики, но не как математическую дисциплину», очень метко выразился по этому поводу Иоганнсен, подчеркнув при этом основную ошибку Гальтона и его последователей.

Это же замечание указывает нам в то же время и на положительную сторону деятельности биометриков, сохранившую свое значение, несмотря на все сделанные ими ошибки. Раз учение о наследственности (как, впрочем, и все естественно-исторические дисциплины) должно разрабатываться с помощью математики, то безусловно велика заслуга того, кто впервые попытался это сделать. Выше же мы отмечали уже, что Иоганнсен признает Гальтона основателем точного учения о наследственности именно за то, что последний впервые применил здесь математические приемы иссле-

дования. В этом и заключается та положительная сторона деятельности биометрической школы, которую мы должны в заключение отметить.

Внесение точных математических приемов в науку может быть правильно оценено лишь тем, кто, работая раньше без этих приемов, применил их затем при своем исследовании. Необыкновенная убедительность всех выводов Иоганнсена и обусловливается именно тем, что он все время работал с помощью этих приемов, разрабатывая не случайно собранный статистический материал, а данные специально поставленных для этого опытов. Если последнее является всецело его личной заслугой, то математическими приемами исследования он был обязан Гальтону и биометрикам, как обязано им этим все современное учение о наследственности.[1]

Мы видели уже, что попытки осветить явления наследственности чисто-умозрительным путем потерпели полное фиаско и послужили лишь толчком к экспериментальному исследованию. Такова же в общем была судьба и другой попытки, именно статистического изучения явлений наследственности, предложенного в свое время Гальтоном. После исследования Иоганнсена стала ясна ошибочность этого метода и необходимость работать всегда с чистым материалом. Для выяснения же чистоты материала необходимо, как мы знаем, индивидуальное испытание потомства, а это условие может быть соблюдено лишь при опытном исследовании.

Только экспериментальное исследование допускает в области явлений наследственности истинный анализ фактов и позволяет открыть управляющие ими законы благодаря возможности иметь здесь дело с генотипически чистым материалом, работать, так сказать, с «чистыми культурами».— «Там, где нет чистой культуры,— говорит Иоганнсен,— нет и правильного понимания, а может быть только путаница и ошибки». Вот почему переход учения о наследственности от умозрительных спекуляций и статистических приемов исследования к эксперименту и создал для него новую эру, во время которой оно начало и продолжает и до сих пор быстро развиваться.

Однако, прежде чем переходить к рассмотрению этого нового экспериментального направления в учении о наследственности, мы должны коснуться еще одного вопроса — *каким образом возникают новые наследственные свойства, создаются новые генотипические различия?* Вопрос этот, как и учение о подборе, более подробно рассматривается в учении об изменчивости (1), но здесь все же мы должны сказать о нем несколько слов.

В прежнее время причину появления новых свойств одни видели во влиянии среды, другие, напротив, в подборе. Однако данные современной генетики не подтверждают ни точки зрения неоламаркистов, ни точки зрения неодарвинистов: приобретенные свойства, как мы видели выше,

---

[1] Мы имеем при этом в виду деятельность биометриков лишь в области учения о наследственности. Что касается до другого отдела генетики, т.-е. учения об изменчивости, то значение здесь этой школы (особенно Пирсона) очень большое, но разбор этой стороны вопроса уже не входит в нашу задачу.

ненаследственны и подбор не создает новых генотипических различий. Откуда же возникают последние?

На это отвечает нам мутационная теория, разработанная Коржинским (16) и де-Фризом (29, 30) почти одновременно с учением о чистых линиях Иоганнсена и являющаяся также одним из основных построений современной генетики.

Под именем мутации теперь понимают внезапное изменение генотипа, при том происходящее заведомо без участия скрещивания. Подобные изменения возникают всегда внезапно, путем скачка, почему их и называли прежде скачкообразными изменениями.

Случаи внезапного появления новых форм, резко отличающихся от своих родителей, были известны уже давно, между прочим и Дарвину, но на эти скачкообразные изменения до самого конца XIX века в общем обращали мало внимания.

В 1899 году появилась работа Коржинского, в которой был собран обширный литературный материал, свидетельствующий о широком распространении мутаций — или, как называл их этот автор, гетерогенных вариаций — в природе. Год спустя вышел первый том обширного труда де-Фриза, посвященного мутационной теории, где это явление описывалось уже на основании собственных наблюдений этого исследователя над различными растениями.

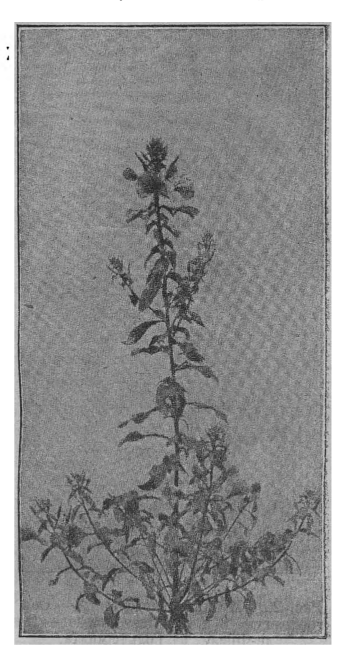


Рис. 19. Oenothera Lamarckiana. — По де-Фризу из Гольдшмидта.

Главным объектом де-Фриза была так называемая энотера Ламарка (Oenothera Lamarckiana), крупное растение из семейства онагриковых, завезенное в Европу из Америки (рис. 19). Культивируя это растение в своем опытном саду в Амстердаме, начиная с 1886 года, де-Фриз получал кроме нормальных энотер заметно уклонявшиеся от них формы, которые при дальнейшем разведении сохраняли полное постоянство и были названы им мутантами, тогда как процесс возникновения этих форм получил от него название мутации. Нередко, впрочем, термины мутация и мутант употребляются как синонимы, а процесс их появления называется мутационной изменчивостью.

Примеры мутантов у энотеры изображены на рис. 20 и 21. Одна из них, так называемая карликовая энотера (Oenothera nanella—рис. 20 В и С) отличается от нормальной энотеры Ламарка (рис. 19) своим ростом, достигающим всего одной четверти роста последней. Другой мутант — Oenothera rubrinervis (рис. 20 А) характеризуется присутствием красных жилок на листьях и плодах, третий — Oenothera gigas (рис. 21) отличается крупным ростом, большими цветами, плодами, семенами и т. д. Все эти формы сохранили свои



Рис. 20. Мутанты энотеры: А — Oen. rubrinervis, В и С — Oen. nanella. — По де-Фризу из Гольдшмидта.

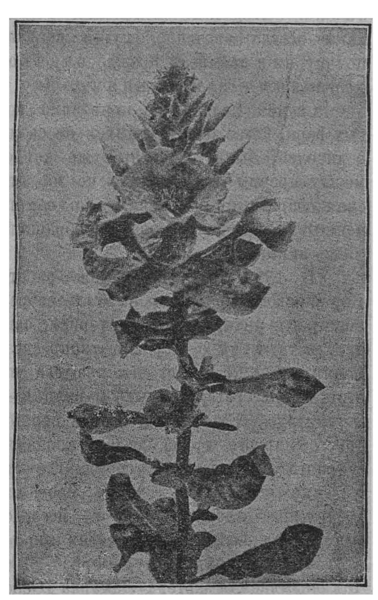


Рис. 21. Мутант энотеры — Oen. gigas. — По де-Фризу из Гольдшмидта.

отличительные черты и в следующих поколениях, т.-е. они оказались наследственными и, несомненно, при их возникновении произошло изменение генотипа, что больше всего и характеризует мутации как таковые.

Число подобных мутантов было в опытах де-Фриза очень невелико: в среднем с 1886 по 1900 год оно составило всего $1^1/_2{}^0/_0$ всех полученных за это время энотер, хотя в некоторые годы этот «мутационный процент» поднимался выше, достигая иногда 3 — $4^0/_0$. Быть может, при этом играли роль какие-нибудь чисто внешние условия, благоприятствовавшие в эти годы бóльшему появлению мутаций.

После того, как работами Коржинского и де-Фриза был установлен самый факт существования мутационной изменчивости, оставалось выяснить распространение этого явления среди различных организмов. Работы последующих лет показали, что оно принадлежит к числу чрезвычайно широко распространенных в природе и встречается довольно часто у самых различных организмов. Как только какой-нибудь вид животных и растений берется в культуру и подвергается внимательному наблюдению, так сейчас же у него констатируется появление новых мутаций.

В нашу задачу здесь не входит рассмотрение мутаций у различных животных и растений, для чего мы отсылаем читателя хотя бы к нашей книге «Изменчивость и методы ее изучения» (1), где, впрочем, отмечены лишь наиболее важные случаи этого рода, так как число мутаций, ставших известными за последнюю четверть века, исчисляется сотнями. Из этого обширнейшего материала по мутациям мы можем отметить здесь лишь два, три наиболее важных пункта.

К числу подобных пунктов относится открытие мутаций в чистых линиях у некоторых растений, что впервые наблюдалось Иоганнсеном у фасоли (14). Мы видели выше, что чистые линии у этого растения отличаются друг от друга очень незначительно, обыкновенно только своими средними величинами; сообразно с этим и мутационная изменчивость выражалась здесь в том, что средняя величина известного признака смещалась у мутации на несколько процентов против этой величины у исходной формы, и в результате получалась новая чистая линия. Так, в одном из опытов Иоганнсена отношение ширины семени к его длине составляло у чистой линии E в среднем 75%, а у получившихся из нее мутаций у одной оно было несколько ниже 70%, а у другой несколько выше 79%, при чем эти различия в средних величинах на 4—5% оказались постоянными и в следующих поколениях.

Эти данные чрезвычайно важны в двух отношениях. Во-первых, нахождение мутаций в чистых линиях окончательно доказывает действительное существование этого явления, так как здесь, конечно, не может быть и речи о каком-либо участии скрещивания. Во-вторых, мы видим при этом, что мутационным путем возникают не только более резкие скачкообразные изменения, как те, на которые обратили в первую голову внимание Коржинский, де-Фриз и другие, но и более мелкие — в одних средних величинах, которые, вероятно, особенно важны для эволюции организмов. В отличие от более резких или скачкообразных мутаций эти случаи можно назвать ступенчатыми мутациями, хотя, конечно, между теми и другими нет какого-либо принципиального различия и все дело сводится в обоих случаях к изменению генотипической структуры, к появлению нового наследственного свойства.

Но что, однако, обусловливает собою это изменение генотипа, т.-е. появление мутации? Этот вопрос разрабатывался, главным образом, на основании изучения мутаций, наблюдавшихся у некоторых представителей животного царства. Впервые последние были обнаружены здесь Тоуэром

у уже известного нам колорадского жука Leptinotarsa decemlineata и у других близких к нему видов (28). Несколько мутаций этого жука изображены на рис. 22. Подобно мутантам у энотеры, и эти формы попадались в естественных условиях очень редко, так что за несколько лет Тоуэр на 200 000 нормальных Leptinotarsa decemlineata собрал всего 118 различных мутантов этого вида, что составляет всего около 0,06%. Впрочем, и здесь бывали случаи, когда этот мутационный процент заметно повышался, достигнув однажды 1,1%.

Однако, когда Тоуэр стал подвергать колорадского жука воздействию сильно измененных внешних условий (см. выше стр. 37 и рис. 9), он добился путем воздействия их на половые клетки во время особого «чувствительного периода» в жизни жука заметного увеличения числа мутаций в ближайшем же поколении. При этом появлялась не только изображенная на рис. 9 мутация pallida, но и другие (immaculothorax, tortuosa, melanicum и т. д.).

Выше мы говорили уже об этих опытах Тоуэра и отмечали, что за последнее время они возбудили ряд очень больших сомнений, так как

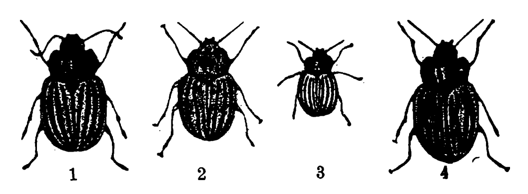


Рис. 22. Колорадский жук Leptinotarsa decemlineata (1) и его мутации—pallida (2), defectopunctata (3) и tortuosa (4).—По Тоуэру из Баура.

Тоуэр недостаточно следил за чистотою материала и кроме того, быть может, он столкнулся при этом со случаем длительных модификаций. Тем не менее едва ли было бы правильно распространять эту точку зрения на все случаи данного рода. В частности вполне возможно, что в тех опытах Стоккарда и Папаниколау или Багга и Литтля, о которых говорилось выше (см. стр. 38), под влиянием алкоголя или рентгеновских лучей происходило изменение генотипической структуры половых клеток, что и приводило к возникновению мутации в виде известного наследственного уродства. Таким образом можно допустить, что при возникновении бластогенных изменений под влиянием сильных внешних воздействий на половые клетки могут появляться не только длительные модификации, но и настоящие мутации.

Однако еще более неправильным было бы признавать, что для возникновения новой мутации каждый раз необходимо какое-то сильное воздействие со стороны внешнего мира на организм. Напротив, в целом ряде чрезвычайно точно изученных случаев не удавалось подметить какой-либо связи между появлением мутаций и изменением внешних условий или же

замечалось, что изменение во внешних условиях только несколько усиливает мутационную изменчивость, которая существовала уже до того раньше.

Так, первое место среди всех организмов по своему богатству мутациями занимает теперь маленькая плодовая муха Drosophila melanogaster, послужившая объектом, на котором Моргану и его школе удалось сделать ряд интереснейших открытий в области изучения механизма наследственной передачи (21), о чем мы будем подробно говорить дальше. Число мутаций у дрозофилы превышает теперь 300 и некоторые из них изображены дальше на рис. 74.

Казалось бы, при таком исключительном богатстве мутациями именно у этой формы можно было бы легко наблюдать, каким образом влияют на их появление различные раздражители из внешнего мира. Однако все попытки Моргана увеличить число мутаций, действуя на исходные формы эфиром и другими агентами, не увенчались заметным успехом (20). К тому же самому результату пришел недавно, повторив эти опыты Моргана, и Манн (19). Повидимому, у дрозофилы нет какой-либо определенной зависимости между мутационной изменчивостью и воздействиями внешней среды, и то же самое наблюдается у многих других организмов.

В то же время прежде всего у дрозофилы, а затем у некоторых других объектов удалось установить **внутренние причины мутационной изменчивости**, и они, как это мы увидим дальше, **сводятся к известным изменениям в хроматине половых клеток**, который, повидимому, и является носителем наследственных свойств. В этом и заключается, согласно современным представлениям, основная причина каждой мутации. Иногда такое изменение в наследственной субстанции половых клеток, быть может, возникает под влиянием сильных воздействий, идущих из внешнего мира, но гораздо чаще эти изменения в хроматине зависят от причин внутреннего характера, скрытых в самом организме, а внешние условия только способствуют их бо́льшему или меньшему проявлению. Такова современная точка зрения на причины возникновения новых наследственных свойств, вполне гармонирующая с тем, что мы установили выше о наследственности приобретенных признаков.

ГЛАВА IV.

Закон Менделя.

Гибридизация.— Открытие Менделя.— Случай моногибридов.— Случаи дигибридов и полигибридов.— Скрещивание гибрида с исходной формой.— Примеры менделистической наследственности.— Правило преобладания.— Гипотеза присутствия-отсутствия.— Закон расщепления.— Совпадение наблюдаемых цифр с ожидаемыми.— Способ определения сортов гамет у гибрида.

Новое направление в учении о наследственности, носящее название менделизма, может быть вкратце охарактеризовано, как экспериментальное исследование помесей. Впрочем, как мы скоро увидим, это определение является теперь слишком узким, так как менделизм имеет в настоящее время уже более обширную область применения.

Под именем помеси, гибрида, или бастарда, понимают всякий продукт скрещивания двух различных форм, чем бы они ни отличались друг от друга,[1] т.-е. независимо от того, относятся ли смешивающиеся друг с другом особи к различным расам или разновидностями одного и того же вида, или же это будут различные виды одного рода, или, наконец, что бывает особенно редко, виды различных родов. Мы не приводим сейчас же примеров этих различных скрещиваний, так как встретимся с ними много раз во время дальнейшего изложения. — Заметим, что более старые авторы проводили различие между скрещиваниями пород или разновидностей в пределах одного вида и скрещиваниями различных видов. Название помеси, или иначе метиса, приурочивалось при этом лишь продукту скрещивания пород или разновидностей, т.-е. форм, относящихся к одному виду, видовые же скрещивания назывались гибридами и бастардами. При этом принималось, будто помеси или метисы плодовиты, гибриды же или бастарды бесплодны, что, как мы увидим дальше, далеко не всегда отвечает существующим отношениям. Так как граница между видом и разновидностью может быть проведена чисто условно, то нет решительно никакой надобности проводить различие и между помесью и гибридом, почему в настоящее время эти термины употребляются, как синонимы, по отношению ко всяким скрещиваниям.

[1] Это определение носит чисто генеалогический характер; с более точным физиологическим определением мы познакомимся дальше.

Отметим здесь же, что двойное происхождение каждой помеси нередко обозначают знаком ×, поставленным между названиями отца и матери, при чем лучше имя матери ставить всегда первым.[1] Таким образом, «белый горошек × красный горошек» обозначает помесь, полученную от опыления белого горошка пыльцой с красного; «лошадь × осел» — гибрида между кобылой и ослом (мула), а «осел × лошадь» — гибрида между ослицей и жеребцом (лошака); «Gallus domesticus × Phasianus colchicus» — помесь от курицы и фазана и т. д.

Гибриды, особенно между более далекими друг от друга формами, издавна уже привлекали к себе внимание, и многие из них, в роде мулов, лошаков и т. д., были общеизвестны с незапамятных времен. Научное изучение помесей началось тоже довольно давно: в растительном царстве эти формы изучались Кёльрейтером еще в восемнадцатом столетии, а в середине девятнадцатого века этим вопросом занимался уже ряд исследователей (Гэртнер, Ноден, Вихура и др.). Однако, законы гибридизации оставались совершенно неясными, что лучше всего видно, если просмотреть хотя бы книгу Дарвина о прирученных животных и возделываемых растениях, в которой он посвящает скрещиванию несколько глав.

Важность этого вопроса была тем не менее ясна уже для Дарвина; ясно сознавали это и авторы умозрительных теорий наследственности, особенно де-Фриз. Говоря в своей книге «Внутриклеточный пангенезис» о составе организмов из отдельных наследственных свойств (см. стр. 17), де-Фриз выражается таким образом: «Никогда состав каждого организма из отдельных факторов не становится столь ясным, как во время гибридизации и скрещивания». Для иллюстрации своей гипотезы переноса он ссылается также на различных гибридов, отношения у которых, по его словам, «особенно ясны и доказательны».

Подобная точка зрения привела де-Фриза к мысли заняться самому изучением законов, управляющих скрещиванием, и, приступив к этому вопросу, он скоро сделал неожиданное и чрезвычайно важное открытие— именно, что все эти законы были давно уже открыты другим исследователем, но работа последнего была в свое время забыта и пролежала под спудом около 30 лет. Имя этого исследователя, бывшего сперва монахом, а затем настоятелем монастыря в Брунне (Моравия), Грегор (в миру Иоганн) Мендель, а его работа о растительных гибридах была напечатана в Трудах Естественно-Исторического Общества в Брюнне в 1865 году.

Иоганн Мендель родился в доме мелкого крестьянина в австрийской Силезии в 1822 году. По окончании гимназии он поступил в 1843 году монахом в августинский монастырь в Брюнне, приняв при этом имя Грегора. На средства этого монастыря он учился затем в венском университете

[1] На этот счет нет еще общего международного соглашения, почему некоторые ставят впереди название отца. Однако, мы решительно настаиваем на указанном здесь способе обозначения, принятом де-Фризом, Иоганнсеном и многими другими. Не следует забывать, что зачастую отец гибрида сомнителен или даже неизвестен, мать же почти всегда не вызывает сомнений.

(1851—1853) и, вернувшись в Брюнн, занял место преподавателя физики и естественных наук в местном реальном училище. К этому времени (1854—1868) и относятся его опыты с гибридами, о которых он опубликовал только две работы (1, 2). Интересно, что Нэгели не только знал о работах Менделя, но даже состоял с ним в переписке, однако и он прошел мимо этого выдающегося открытия. — В 1868 году Мендель был избран прелатом и не имел уже более времени для своих научных исследований. Умер он в 1884 году, едва ли предчувствуя, что через каких-нибудь полтора десятка лет его имя станет известно всему ученому миру, а еще через 10 лет ему будет воздвигнут в Брюнне памятник, сооруженный на средства, собранные среди естествоиспытателей различных стран.

Де-Фриз познакомился с работой Менделя, сразу оценив всю важность сделанного им открытия, в 1900 году. Независимо от него и друг от друга и одновременно с ним то же «открытие» сделали два других ботаника— Корренс и Чермак, также занимавшиеся в то время этими вопросами.— Опыты Менделя сразу привлекли к себе общее внимание и дали толчок к повторению их и дальнейшим открытиям в том же направлении у самых различных организмов. С 1900 года начинается быстрое развитие всего учения о наследственности, ставшего теперь на твердую почву опытного исследования, почему этот год мы и назвали выше поворотным пунктом для интересующей нас дисциплины. К менделизму, как к господствующему направлению в учении о наследственности, приблизительно в то же время присоединяются метод чистых линий, введенный в науку Иоганнсеном (1903), и мутационная теория, предложенная де-Фризом (1901). Последняя, впрочем, относится всецело уже к учению об изменчивости.

За протекшие четверть века со времени вторичного открытия законов Менделя по менделизму, как называют теперь созданное им направление в науке о наследственности, появилось чрезвычайно большое количество исследований. Первое место принадлежит здесь английским и американским авторам, среди которых можно назвать имена Бэтсона, Кастля, Дэвенпорта, Донкастера, Иста, Моргана, Пёрля, Пённетта, Шулля и многих других. За ними идут немецкие исследователи, особенно Баур, Гольдшмидт, Корренс, Ланг и Чермак. Наконец, здесь же необходимо упомянуть француза Кэно, шведа Нильссона-Эле и японца Тойяма. С работами всех перечисленных авторов нам не раз придется иметь дело во время последующего изложения.

Переходя теперь к законам Менделя, мы изложим их в том виде, как это было сделано их автором в работе «Опыты над растительными гибридами» (1), и лишь затем перейдем к современному положению вопроса.

Главным объектом Менделя был обыкновенный горох (Pisum sativum), который представляет целый ряд удобств для подобных опытов скрещивания: у него много отличающихся друг от друга самыми различными признаками сортов; благодаря устройству цвета нежелательный занос чужой пыльцы довольно труден, а кроме того это растение легко допускает само-

опыление, т.-е. мы можем иметь здесь то, что выше было названо чистыми линиями. Что касается до выбранных для опытов пород гороха, то различия между ними наблюдались в самых разнообразных органах; так, между прочим, здесь могли быть следующие противоположные друг другу признаки:

семена круглые или неправильно-угловатой формы, морщинистые,
семядоли окрашены в желтый или в зеленый цвет,
цветы окрашенные (красные, фиолетовые) или белые,
бобы гладкие или с перетяжками,
незрелый боб зеленый или желтый,
цветы расположены вдоль стебля или собраны на вершине его,
стебель длинный или очень короткий.

Скрещиваемые растения отличались друг от друга или только одним подобным признаком, или двумя, или большим числом. Конечно, все отношения у помесей в случае различия только в одном признаке гораздо проще, почему и мы, следуя изложению Менделя, начнем с этого наиболее простого случая, а от него уже перейдем к другим, более сложным. Заметим, что теперь помеси от родителей, отличающихся каким-нибудь одним признаком, называют моногибридами, если исходные формы отличаются двумя признаками — дигибридами, в случае трех признаков— тригибридами и т. д. Мы начнем, таким образом, с наиболее простого случая моногибридов.

Первое поколение помесей, какими бы из перечисленных выше признаков ни отличались их родители, отнюдь не обнаруживало в опытах Менделя смешения родительских особенностей, не было, так сказать, промежуточным между ними, а всегда получало один из противоположных признаков исходных форм. Это была при этом всегда та особенность, которая напечатана выше в разрядку, т.-е у гибридов наблюдались лишь круглые и желтые семена, окрашенные цветы, гладкие и зеленые в незрелом состоянии бобы и т. д. Противоположный каждому из этих признаков (морщинистые и зеленые семена, белые цветы и пр.) исчезал и не появлялся ни у одного из этих гибридов первого поколения. При этом было совершенно безразлично, у кого из исходных форм был данный признак, т.-е. у пестичного (женского) или тычиночного (мужского) экземпляра: на потомстве это различие ничем не отражалось. — Те особенности, которые передаются от исходных форм гибридам, Мендель назвал доминирующими (преобладающими), те же, которые у последних исчезают, рецессивными (отступающими). Разумеется, только опыт в каждом данном случае может сказать, относится ли тот или иной признак к числу доминирующих или же он, наоборот, рецессивен. Однако, раз уже этот опыт поставлен, мы можем быть твердо уверены, что и в дальнейшем первое поколение помесей будет обнаруживать только доминирующую особенность.

В этом сказывается первый закон или, лучше сказать, правило Менделя — правило преобладания, как назвал его Корренс. Насколько

оно справедливо вообще и применимо ко всем формам, мы увидим из дальнейшего изложения.

Какова, однако, будет дальнейшая судьба первого поколения помесей (в данном случае моногибридов), получивших только доминирующий признак и утерявших рецессивный? Сохраняют ли они свой вид неизменным и в следующих поколениях? — Опыты Менделя показали, что это не так, что во втором поколении на ряду с доминирующими появляются и рецессивные признаки. При этом число растений с теми и другими строго постоянно и выражается отношением 3:1, т.-е. из 4 растений этого поколения 3 имеют доминирующий и 1 — рецессивный признак. Это правило совершенно не знает исключений, и ни в одном опыте не наблюдалось переходных форм. Гибриды гороха, например, выросшие из желтых семян, давали как желтые, так и зеленые семена, но последних в три раза меньше (рис. 23); то же самое наблюдалось и по отношению к любой другой паре признаков.



Рис. 23. Гибридный горох от скрещивания растений одного с желтыми, другого с зелеными семенами, при чем его семена находятся в состоянии расщепления на 3 желтых (черные) и 1 зеленое (белые). — По Дербишайру из Гольдшмидта.

Что касается до указанного отношения 3:1, то, конечно, действительные числа тем ближе к этому идеальному пределу, чем большее число форм нами получено. Так, на рис. 23 изображено всего 57 горошин, и здесь отношение желтых к зеленым (42:15) лишь приблизительно отвечает требуемому отношению. В опыте Менделя было получено несколько тысяч семян, и в этом случае полученное отношение было уже чрезвычайно близко к идеальному, именно 6022:2001, т.-е. $3{,}_{01}:1$. Этого обстоятельства не следует упускать из вида при дальнейшем изложении.

Если теперь проследить дальнейшую судьбу наших гибридов, т.-е. получить от них одно или несколько поколений, то мы скоро убедимся, что они разделяются на две равных и резко отличающихся друг от друга группы. Половина всех гибридов второго поколения остается постоянной по всем своим особенностям и в третьем и во всех следующих поколениях, при чем сюда относятся все рецессивные формы (одна четверть общего количества) и одна треть доминантных (также четверть общего количества). Напротив, в потомстве двух других третей доминантных форм, составляющих половину общего количества всех гибридов второго поколения, появляются снова как доминантные, так и рецессивные формы, опять в отношении 3:1. Их дальнейшая судьба будет такой же: половина (все рецессивные и треть доминантных) остается дальше постоянной, другая половина (остальные доминантные формы) производит в следующем поколении снова два рода особей и т. д. (рис. 24).

В этом состоит второй и наиболее важный закон Менделя — **закон расщепления**,[1] как назвал его впервые де-Фриз. — Если мы обозначим, как это делал еще Мендель и как это является теперь общепринятым, доминирующую особенность большой буквой, а отвечающую ей рецессивную малой, затем буквой P исходные формы и буквами F_1 и F_2 первое и второе поколение гибридов,[2] то оба закона Менделя в случае моногибридов можно схематически изобразить таким образом:

P	A × a	B × b	C × c
F_1	Aa	Bb	Cc
F_2	A + 2Aa + a	B + 2Bb + b	C + 2 Cc + c

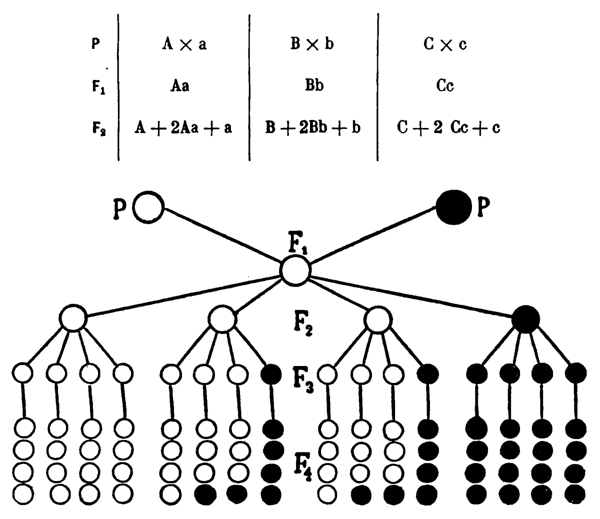


Рис. 24. Опыты Менделя с горохом: скрещивание гороха с желтыми и зелеными семенами; P — исходные формы; F_1, F_2, F_3, F_4 — поколения гибридов; светлым обозначены желтые, темным зеленые семена. — Из Гензелера.

Формы, имеющие рецессивные признаки в скрытом виде и обнаруживающие их далее в своем потомстве, т.-е., как говорят теперь, формы расщепляющиеся, обозначены нами двумя буквами — Aa, Bb, Cc, хотя по своей внешности они ничем не отличаются от чистых форм A, B, C, так как у них доминирующая особенность прикрывает рецессивную, делая ее незаметной.

Теперь мы должны перейти к более сложным случаям, именно к дигибридным и тригибридным скрещиваниям, однако для лучшего понимания наблюдающихся у них отношений удобнее предварительно рассмотреть предложенную Менделем гипотезу о половых клетках гибридов, которая

[1] Spaltungsgesetz по-немецки, law of segregation по-английски.

[2] От слов: parentale, filiale. Этот способ обозначения предложен Бэтсоном.

получила также название гипотезы чистоты гамет.[1] — Согласно последней, в половых клетках гибридов отнюдь не происходит смешения родительских особенностей, а они, напротив, чисты, т.-е. в случае моногибридов, например, половина всех гамет имеет признак одной исходной формы, другая половина—признак другой. В более сложных случаях, когда исходные формы отличаются друг от друга несколькими признаками, половые клетки у помесей между ними состоят уже не из двух, а из большего числа сортов, которое отвечает числу всех возможных сочетаний из данного количества признаков. Все это, конечно, не более как гипотеза, которую едва ли когда-нибудь удастся проверить, но она чрезвычайно хорошо гармонирует со всеми наблюдающимися в опыте отношениями, так что можно даже, исходя из этого гипотетического представления, предугадать, что произойдет в действительности при том или ином скрещивании.

В самом деле, мы видели уже, что у моногибридов во втором поколении происходит расщепление в отношении 1:2:1; спрашивается: как можно объяснить это явление, исходя из гипотезы чистоты гамет? — Согласно последней, половые клетки гибридов чисты; значит, у гибрида Aa должны быть два сорта гамет: один с особенностью A, другой с особенностью a; мы обозначим их теми же буквами. При самооплодотворении или вообще при родственном скрещивании происходит соединение двух порций совершенно одинаковых половых продуктов: в данном случае состоящих наполовину из клеток A и наполовину из клеток a. Что же произойдет в результате подобного полового акта? Это лучше всего пояснит нам следующая маленькая схема:



Из нее мы сразу видим, что здесь возможно 4 случая: соединение A с A, a с a, A от мужского экземпляра с a от женского и A от женского с a от мужского. Последние два соединения тождественны; следовательно, мы имеем здесь лишь три комбинации гамет или, как говорят, три различных зиготы:

$$AA + 2Aa + aa.$$

Не трудно видеть, что первая и последняя из них являются чистыми, какими были исходные формы гибридов; следовательно, при размножении они будут давать начало лишь подобным им формам. Напротив, зиготы типа Aa являются гибридными и будут при дальнейшем размножении так же расщепляться, как и произведший их гибрид. Отсюда, наконец, получается указанное и выше отношение 1:2:1.

---

[1] Напомним, что половые клетки часто называются также гаметами, а продукт их слияния — зиготой, откуда название «гомозигота», «гетерозигота», с которыми мы встретимся дальше.

Раз мы говорим об этом, отметим здесь же, что в настоящее время существуют особые термины для обозначения этих двух родов зигот или, что то же самое, различных особей, предложенные, как и многое другое, Бэтсоном. Одни особи вполне чисты и производят лишь себе подобных особей: это говорит за их происхождение из двух одинаковых гамет и их называют гомозиготами. Другие особи имеют гибридный характер, что выражается в их расщеплении при размножении: очевидно, они произошли из различных гамет, и это будут гетерозиготы. — Теперь мы можем дать и более точное физиологическое определение гибрида: именно — гибрид есть гетерозигота, а происходит ли он от различных или от одинаковых форм (например, если это гибрид второго, третьего поколения) — это уже не имеет особенного значения.

Гетерозиготы приходится обозначать всегда, конечно, двумя различными буквами (Aa и Bb и т. д.). Соответственно с этим теперь принято обозначать и гомозиготы тоже двумя, но уже одинаковыми буквами (AA, BB и т. д.), а не одной, как это мы делали раньше. При этом как бы учитывается двойное происхождение каждой гомозиготы из двух одинаковых гамет.

Возвратимся, однако, к опытам Менделя с горохом и перейдем к скрещиванию гибридов, отличающихся двумя парами признаков. Что касается до их первого поколения, то, согласно правилу преобладания, оно получает и здесь только доминирующие признаки, притом независимо от того, как последние были распределены у родительских форм. Если одна из них имеет, например, желтые и круглые семена, а другая зеленые и морщинистые, то помесь вполне сходна с первым растением. Если, наоборот, одна из исходных форм имеет зеленые и круглые семена, а другая желтые и морщинистые, то гибрид носит тот же характер, как и в первом случае, но при этом он является как бы промежуточным между обеими родительскими формами, взяв от каждой по одной особенности. Словом, AB $\times$ ab и Ab $\times$ aB дают совершенно одинаковый результат, именно AB (вернее AaBb).

Во втором поколении дигибридов наблюдается также расщепление, но уже более сложное, детали которого станут понятнее, если исходить из гипотезы чистоты гамет. В самом деле, согласно последней, у дигибрида первого поколения AaBb (допустим, что A и a — желтые и зеленые семена, B и b — круглая и морщинистая их форма) должно быть 4 сорта половых клеток, т. е. те четыре сочетания, которые можно сделать из 4 элементов, а именно AB, Ab, aB и ab. Наш рис. 25 изображает все эти отношения в более наглядной форме, и, руководствуясь им, можно легко вывести все те формы, которые получатся при встрече равного количества подобных гамет друг с другом. Будем, как это делается при выводе всевозможных сочетаний, помножать каждый член (в данном случае каждую гамету) на самое себя и на все другие. Мы это сделаем здесь на буквах, предлагая читателю следить за нами по рисунку:

AB (желт. кругл.) × AB (желт. кругл.) = AABB (желт. кругл.)
AB (желт. кругл.) × Ab (желт. морщ.) = AABb (желт. кругл.)
AB (желт. кругл.) × aB (зел. кругл.) = AaBB (желт. кругл.)
AB (желт. кругл.) × ab (зел. морщ.) = AaBb (желт. кругл.)
Ab (желт. морщ.) × AB (желт. кругл.) = AABb (желт. кругл.)
Ab (желт. морщ.) × Ab (желт. морщ.) = AAbb (желт. морщ.)
Ab (желт. морщ.) × aB (зел. кругл.) = AaBb (желт. кругл.)
Ab (желт. морщ.) × ab (зел. морщ.) = Aabb (желт. морщ.)
aB (зел. кругл.) × AB (желт. кругл.) = AaBB (желт. кругл.)
aB (зел. кругл.) × Ab (желт. морщ.) = AaBb (желт. кругл.)
aB (зел. кругл.) × aB (зел. кругл.) = aaBB (зел. кругл.)
aB (зел. кругл.) × ab (зел. морщ.) = aaBb (зел. кругл.)
ab (зел. морщ.) × AB (желт. кругл.) = AaBb (желт. кругл.)
ab (зел. морщ.) × Ab (желт. морщ.) = Aabb (желт. морщ.)
ab (зел. морщ.) × aB (зел. кругл.) = aaBb (зел. кругл.)
ab (зел. морщ.) × ab (зел. морщ.) = aabb (зел. морщ.)

Подведем итоги. Как видно и из этих буквенных обозначений и по рисунку, в общем получаются особи 4 типов в следующем отношении:

AB	Ab	aB	ab
желтые круглые	желтые морщинистые	зеленые круглые	зеленые морщинистые
9	3	3	1

В действительности, произведя этот опыт, Мендель получил именно эти 4 группы особей, при чем их истинное отношение было — 315 : 101 : 108 : 32.

Таким образом, вместо двух групп особей, свойственных для моногибридов, в отношении 3 : 1, мы получаем у дигибридов четыре группы в отношении 9 : 3 : 3 : 1.

Однако горохи с желтыми и круглыми семенами являются однородными только по своему внешнему виду, т.-е. чисто фенотипически, а на самом деле распадаются на несколько различных генотипов. Особи типа AABB являются гомозиготами и, как видно и на рис 25, в следующем поколении производят лишь себе подобных особей. Особи типа AABb или AaBB гетерозиготны, но лишь по отношению к одному признаку (моногибриды или моногетерозиготы): следовательно, в их потомстве будет наблюдаться расщепление в отношении 3 : 1 (см. рис. 25). Наконец, особи типа AaBb являются дигибридами или дигетерозиготами: в их потомстве, как видно на том же рисунке, будет происходить более сложное расщепление в отношении 9 : 3 : 3 : 1. По внешности же эти горохи, являющиеся четырьмя различными генотипами, совершенно неразличимы, сливаются в общий фенотип, и только опыт может сказать, какое внутреннее строение имеет каждый из них. Все это в той же степени справедливо и для других групп — желтых и морщинистых и зеленых и круглых горохов, с той лишь оговоркой, что каждая из них состоит всего из двух генотипов: например, среди желтых и морщинистых мы имеем, с одной стороны, гомозиготные формы AAbb и моногетерозиготные Aabb и т. д. (см. нашу буквенную схему и рис. 25). Что касается до зеленых и морщинистых горохов, т.-е. особей с одними рецессивными особенностями, то сюда относятся лишь гомозиготные, более

не расщепляющиеся особи, и понятия фенотипа и генотипа здесь совпадают.

Для быстрого вывода всех тех форм, на которые расщепляются дигибриды, существует способ, который называется решоткой Пённетта;

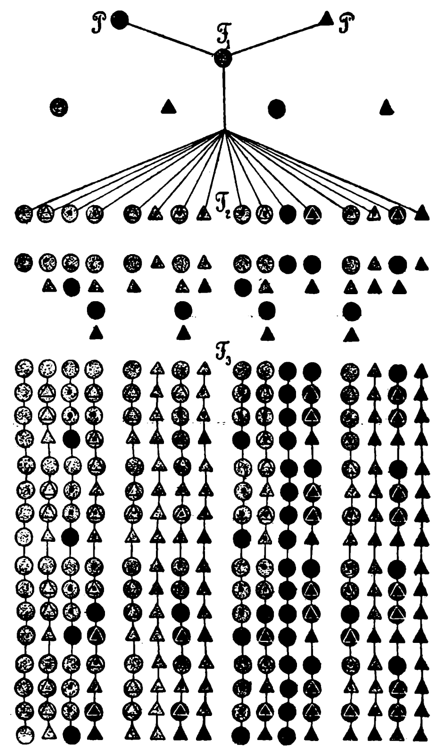


Рис. 25. Опыты Менделя с горохом: скрещивание гороха с желтыми, круглыми и гороха с зелеными и морщинистыми семенами; обозначения как на рис 24. — Из Гензелера.

он также применим и к расщеплению всех более сложных гибридов. На двух сторонах квадрата пишут все те гаметы, которые можно ожидать у данного гибрида, и разделяют квадрат прямыми линиями на столько частей, сколько может получиться комбинаций из них (это число всегда равно числу гамет, возведенному в квадрат: у дигибридов $4^2=16$). Затем

нам остается лишь путем помножения гамет друг на друга заполнить все отделы, на которые разделен этот квадрат, как видно из прилагаемой схемы:

	AB	Ab	aB	ab
AB	AB AB !	Ab AB	aB AB	ab AB ?
Ab	AB Ab	Ab Ab !	aB Ab ?	ab Ab
aB	AB aB	Ab aB ?	aB aB !	ab aB
ab	AB ab ?	Ab ab	aB ab	ab ab !

Отметим, что все гомозиготы (!) оказываются лежащими при этом по одной диагонали квадрата, там, где происходит встреча одинаковых гамет; напротив, все дигетерозиготы (?) лежат по другой диагонали; остальные участки квадрата заняты моногетерозиготами.

Еще Мендель указал на то, что ряд форм, на которые расщепляется каждый дигибрид, именно AB + Ab + aB + ab + 2 ABb + 2 aBb + 2 AaB + + 2 Aab + 4 AaBb, представляет собою формулу сочетания, где почленно соединены обе формулы развития признаков A и a, B и b, что получается от помножения (A + 2 Aa + a) на (B + 2 Bb + b). То же самое мы видим, если сравнить друг с другом числовые отношения расщепления у моно- и дигибридов. Действительно, $9 + 3 + 3 + 1 = 3^2 + 2.3.1 + 1^2 = (3 + 1)^2 = (3 + 1)\ (3 + 1)$.

В этом многие видят третий закон Менделя — закон независимости, гласящий, что каждая пара признаков ведет себя при расщеплении так, как будто бы других кроме нее не было. Благодаря этому любое наиболее сложное скрещивание может быть сведено к случаю моногибридов, если рассматривать каждую пару признаков отдельно. В самом деле, среди 16 различных типов, получившихся при расщеплении дигибридного гороха (рис. 25), желтые семена относятся к зеленым, как 3 : 1, и таково же отношение круглых к морщинистым.

Раз это так, то мы можем предсказать то числовое отношение, которое управляет расщеплением тригибридов, а также тетрагибридов и т. д. Очевидно, у тригибридов будет иметь место следующее:

$$(3+1)\ (3+1)\ (3+1)=(3+1)^3=3^3+3.3^2.1+3.3.1^2+1^3=27+9+ \\ +9+9+3+3+3+1.$$

Точно так же имеем для тетрагибридов:

$$(3+1)(3+1)(3+1)(3+1)=(3+1)^4=3^4+4.3^3.1+6.3^2.1^2+4.3.1^3+ \\ +1^4=81+27+27+27+27+9+9+9+9+9+9+3+3+3+ \\ +3+1.$$

Проверим справедливость этого для тригибридов по указанному нами выше способу, т.-е. по решотке Пённетта. Здесь можно ожидать появления 8 сортов гамет, именно ABC, ABc, AbC, aBC, Abc, aBc, abC и abc. Из их соединения должно получиться $8^2=64$ комбинации:

	ABC	ABc	AbC	aBC	Abc	aBc	abC	abc
ABC	ABC ABC !	ABc ABC	AbC ABC	aBC ABC	Abc ABC ?	aBc ABC ?	abC ABC ?	abc ABC ;
ABc	ABC ABc	ABc ABc !	AbC ABc ?	aBC ABc ?	Abc ABc	aBc ABc	abC ABc ;	abc ABc ?
AbC	ABC AbC	ABc AbC ?	AbC AbC !	aBC AbC ?	Abc AbC	aBc AbB ;	abC AbC	abc AbC ?
aBC	ABC aBC	ABc aBC ?	AbC aBC ?	aBC aBC !	Abc aBC ;	aBc aBC	abC aBC	abc aBC ?
Abc	ABC Abc ?	ABc Abc	AbC Abc	aBC Abc ;	Abc Abc !	aBc Abc ?	abC Abc ?	abc Abc
aBc	ABC aBc ?	ABc aBc	AbC aBc ;	aBC aBc	Abc aBc ?	aBc aBc !	abC aBc ?	abc aBc
abC	ABC abC ?	ABc abC ;	AbC abC	aBC abC	Abc abC ?	aBc abC ?	abC abC !	abc abC
abc	ABC abc ;	ABc abc ?	AbC abc ?	aBC abc ?	Abc abc	aBc abc	abC abc	abc abc !

В результате (с точки зрения внешнего строения) имеем: 27 ABC + + 9 ABc + 9 AbC + 9 aBC + 3 Abc + 3 aBc + 3 abC + 1 abc, т.-е. полное совпадение с выведенной выше формулой. Гомозиготы (!) лежат и здесь по одной из диагоналей, другую занимают тригетерозиготы (;) остальные квадраты заняты дигетерозиготами (?) или моногетерозиготами.

Конечно, и здесь в состав каждой однородной по внешности группы (фенотипа) входят различные по своему наследственному составу формы (генотипы), различия между которыми становятся ясными лишь при дальнейшем разведении их. Так, фенотип со всеми доминирующими признаками ABC заключает в себе в действительности 8 различных генотипов (AABBCC, AABBCc, AABbCC, AaBBCC, AABbCc, AaBBCc, AaBbCC, AaBbCc), один из которых гомозиготен, другие же гетерозиготны, при чем среди последних имеются и моно-, и ди-, и тригетерозиготы. Все получающиеся при этом генотипы помимо решотки Пёнетта могут быть выведены, если перемножить три трехчлена — (A + 2·Aa + a) (B + 2 Bb + b) (C + + 2 Cc + c). В опытах Менделя полученные для каждой группы особей числа были очень близки к тем, которые можно вывести теоретически, исходя из гипотезы чистоты гамет.

Таким образом, законы Менделя одинаково применимы как к моногибридам, так и к ди-, три- и вообще к полигибридам. Выше мы дали схематическое изображение этих законов для случая моногибридного скрещивания. Дадим теперь такую же схему и для полигибридов в наиболее общей форме:

P AbCDe. . . . . × aBcdE. . . . .

F_1 AaBbCcDdEe. . . . .

F_2 (A + 2 Aa + a) (B + 2 Bb + b) (C + 2 Cc + c) (D + 2 Dd + d) (E + 2 Ee + e). . . . .

Менделем же были указаны правила, как для каждого из более сложных случаев гибридизации определить, какое число особей будет охватывать полная формула расщепления, сколько в этой формуле будет членов (иначе говоря, различных групп или генотипов) и как велико при этом число постоянных, т.-е. гомозиготных, форм (последнему числу отвечает и число фенотипов). Если обозначить буквой n число пар признаков, которыми отличаются исходные формы, то для F_2

число особей в формуле $= 4^n$

(4 у моногибридов, 16 у дигибридов, 64 у тригибридов и т. д.)

число членов сочетания (генотипов) $= 3^n$

(3 у моногибридов, 9 у дигибридов, 27 у тригибридов и т. д.)

число гомозиготных форм (и фенотипов) $= 2^n$

(2 у моногибридов, 4 у дигибридов, 8 у тригибридов и т. д.)

число гетерозиготных форм $= 4^n - 2^n$

число сортов гамет = числу гомозиготных форм $= 2^n$.

Эти правила ясны, конечно, и без дальнейших пояснений.

Чтобы покончить, наконец, с тем, что было найдено самим Менделем, коснемся еще одного вопроса. До сих пор мы имели в виду скрещивание друг с другом или форм чистых, гомозиготных, или форм гибридных, гетерозиготных. Что будет, однако, если произойдет скрещивание гетерозиготной формы с одной из ее исходных гомозиготных? Ответить на этот вопрос очень легко, если мы и здесь будем исходить из гипотезы чистоты гамет.

Возьмем наиболее простой случай: гетерозигота возникла в результате моногибридного скрещивания, т.-е. когда мы имеем дело с моногетерозиготой, например, с Аа. У нее два сорта половых клеток — А и а, у любой же из гомозиготных форм только один — А или а. Предположим, что Аа скрещивается с АА:

♂ А а
| × |
♀ А А

В результате получаем: 2 АА + 2 Аа, откуда заключаем, что в этом случае половина потомства повторяет гомозиготную, другая половина гетерозиготную

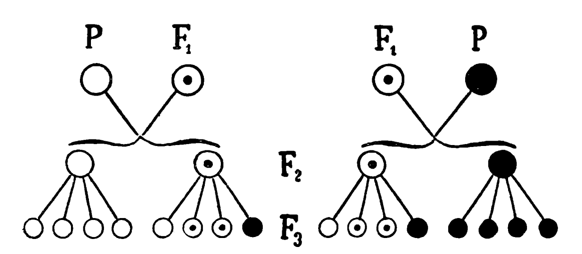


Рис. 26. Схема скрещивания гомозиготной формы с гетерозиготной. — Обозначения, как на рис. 24 и 25.

форму, что вполне подтверждается и опытом. Конечно, тот же результат получился бы, если бы мы скрестили Аа с аа. Оба эти случая иллюстрируются схемой, изображенной на рис. 26.

От схемы, изображенной на рис. 24, она отличается тем, что гетерозиготные формы обозначены, как и гомозиготные доминантные, светлым кружком, но внутри него помещена для обозначения скрытого рецессивного зачатка черная точка. Не трудно видеть, что оба изображенные на схеме рис. 26 случая легко могут быть получены и по схеме рис. 24, если разделить ее на две части линией, проходящей через F_1 и буквы F_2, F_3 и F_1, так что по существу обе эти схемы тождественны.

В случае дигетерозигот результат получается несколько иной, и его каждый раз можно предугадать, исходя из гипотезы Менделя о половых клетках гибридов. Возьмем только один какой-нибудь случай, например, скрещивание гибрида AaBb с одной из его исходных форм, хотя бы с aabb.

У гибрида 4 сорта клеток, у гомозиготной формы только один. Построив решотку Пённетта, имеем:

	AB	Ab	aB	ab
ab	AaBb 1	Aabb 1	aaBb 1	aabb 1

Здесь получается уже 4 различных генотипа, два из которых (средние) являются новыми, и все они имеют вид самостоятельных фенотипов. Вообще в подобных случаях каждый раз необходимо делать предварительный анализ, исходя из гипотезы чистоты гамет.

Этим и заканчивается то, что было найдено и опубликовано самим Менделем еще в 1865 году. Заметим, что хотя обычно различают закон расщепления, с одной стороны, и закон независимости признаков, с другой (что в частности будем дальше делать и мы), но в них правильнее видеть лишь отдельные части более общего закона Менделя, как он по справедливости должен быть назван. Этому закону, как и всякому истинному закону природы, может быть дано совершенно точное математическое выражение, притом двоякого рода.

Если учитывать лишь внешние, фенотипические различия, то явления расщепления наилучше характеризуются степенью двучлена $(3+1)^n$, откуда получается следующая общая формула, предложенная впервые Бэтсоном (4).

$$(3+1)^n = 3^n + n \cdot 3^{n-1} + \frac{n(n-1)}{1.2} \cdot 3^{n-2} + \frac{n(n-1)(n-2)}{1.2.3} \cdot 3^{n-3} + \ldots + 1.$$

Если же учитывать и чисто внутренние, генотипические различия, то мы должны уже исходить из степени трехчлена $(1+2+1)^n$, что приводит нас к довольно длинной и сложной формуле, выведенной автором этой книги в специальной статье (78), при чем общий член этой формулы

$$T^n_m = \frac{2^m}{1.2.3\ldots.m} n\ (n-1)\ldots.(n-m+1) \cdot 2^{n-m}$$

выражает закон Менделя в его наиболее общей форме и позволяет сразу написать любой член каждого рода расщепления, вплоть до самых сложных, не прибегая ни к каким таблицам (см. подробнее об этом названную статью).

Впечатление, произведенное на ученый мир вторичным открытием законов Менделя, было громадное. Казалось, что они дают ключ к решению ряда вопросов, которые до того или считались неразрешимыми или трактовались совершенно иначе. Главной задачей теперь являлось выяснение вопроса, насколько широка область применения этих законов: охватывают ли они всю область явлений наследственности или имеют более ограниченное значение. Подробнее на современном состоянии этого вопроса мы остановимся дальше, в главе IX, здесь же только отметим, что первоначально большинство склонялось к тому, что законы Менделя приложимы не ко всем,

а лишь к ограниченному числу скрещиваний, т.-е. являются частными, а не общими законами. В этом духе мы найдем толкование этих законов в большинстве книг по наследственности, вышедших в первом десятилетии настоящего столетия. Однако, вопреки тому, что бывает обычно в таких случаях, последующие исследования, число которых быстро увеличивалось с каждым годом, показали, что область, охватываемая законами Менделя, необыкновенно широка, что явления преобладания, расщепления, самостоятельности признаков наблюдаются при самых различных скрещиваниях, там, где их до того и не подозревали. Все это заставило признать, что эти законы, если даже и не вполне универсальны, во всяком случае управляют громадным числом случаев.

Было бы очень трудно — да едва ли и необходимо — перечислять все те скрещивания, при которых удалось обнаружить менделистическую наследственность, или менделирование, как теперь говорят. В книге Бэтсона о менделестических основах наследственности (4) собраны все описанные случаи этого рода, кончая 1908 годом, и этот список занимает довольно большое число страниц; между тем за следующие 17 лет число подобных случаев увеличилось во много раз. Мы выберем из них лишь несколько наиболее характерных примеров, по которым можно составить себе представление о разнообразии тех явлений, которыми управляют разобранные нами выше законы.

Те менделирующие особенности гороха, которые были отмечены нами выше, касаются частью окраски (желтые и зеленые семена, окрашенные и белые цветы и т. д.), частью формы (круглые и морщинистые семена, гладкие и с перетяжками бобы и т. д.) Большинство отличий между породами и разновидностями как в животном, так и в растительном царстве сводится к различиям именно окраски или формы, и вот почему наибольшее число случаев менделистической наследственности было описано именно по отношению к подобным особенностям.

Что касается до наследственности окраски, то наиболее подробно исследован этот вопрос по отношению к мастям наших домашних животных. Впрочем, эти случаи отличаются уже некоторою сложностью, и мы остановимся на них в следующей главе при разборе учения о свойствах. Здесь же можно привести два более простых примера, относящихся к двум представителям беспозвоночных, именно к виноградной улитке и шелковичному червю.

Скрещивания различных рас обыкновенной виноградной улитки были исследованы Лангом (55). Из них мы берем наиболее простой пример: скрещивание формы без полос на раковине с формой, обладающей этою особенностью. Как видно на рис. 27, изображающем этот опыт, отсутствие полос доминирует, и все особи первого поколения лишены их. Во втором поколении снова появляются полосатые формы, но их в три раза меньше, чем лишенных полос, т.-е. здесь происходит расщепление в отношении 3 : 1. В дальнейшем сохраняют свои особенности дальше, т.-е. являются гомозиготными, лишь рецессивные формы и треть доминантных, остальные же доминантные расщепляются в третьем поколении и т. д. Словом, здесь нет ни малейшей разницы с тем, что мы видели выше у гороха.

*

Другой пример уже несколько сложнее, так как представляет собою дигибридное скрещивание; он относится к шелковичной бабочке, скрещивание между расами которой изучал, главным образом, японский исследователь Тойяма (93—95).

Тойяма произвел между прочим такой опыт (см. рис. 28): он скрестил представителей расы, имевшей полосатых гусениц и белые коконы, с представителями другой расы, у которой гусеницы не имели полос и коконы были желтые. В первом поколении гибридов гусеницы были полосатые,

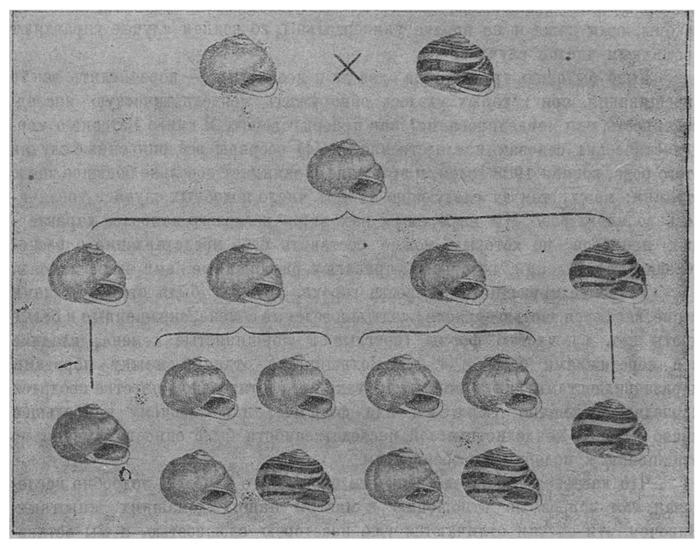


Рис. 27. Скрещивание двух рас виноградной улитки (Helix hortensis), отличающихся одним признаком (отсутствие полос—полосатость).—По Лангу из Гольдшмидта (Wandtafeln.)

коконы же желтые, т.-е. здесь произошло заимствование одного доминантного признака от одной формы, другого от другой. Обозначив буквами A—a полосатость и отсутствие полос у гусениц, а буквами B—b желтый и белый цвет кокона, мы можем считать гибридов первого поколения за AaBb. Во втором поколении должно произойти расщепление на 4 группы различных форм в следующем отношении:

$$9\ AB + 3\ Ab + 3\ aB + 1\ ab,$$

т.-е. на 9 полосатых и желтых форм должно приходиться 3 полосатых и белых, 3 желтых без полос и 1 белая без полос. Действительные числа, полученные Тояйма, стоят довольно близко к этому отношению, именно им было получено 6385 полосатых и желтых особей, 2147 полосатых и белых,

2099 желтых без полос и 693 белых без полос. — Конечно, каждая из этих групп представляет из себя лишь фенотип, состоящий из нескольких генотипов, подобно тому, что мы видели выше при скрещивании гороха. Чтобы не повторяться, мы не будем останавливаться здесь на этом, обращаем лишь внимание читателя на дальнейшую судьбу этого второго поколения гибридов, как она изображена на том же рис. 28.

Дигибридное же скрещивание представляет наш рис. 29, относящийся к обыкновенному садовому растению — львиному зеву (Antirrhinum majus). Оно отличается необыкновенным разнообразием пород (их известно больше 100), скрещивание которых изучалось, главным образом, Бауром (7 — 10). Однако во взятом нами примере только один признак касается окраски, именно дело идет о красном и желтом цвете (первый на нашем рисунке изображен более темным, второй более светлым), другая же особенность отражается уже на форме цветка. У одной расы цветы имеют обычный

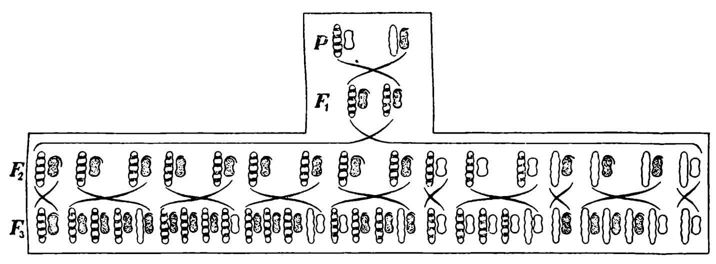


Рис. 28. Скрещивание двух рас шелковичного червя (Bombyx mori), отличающихся двумя признаками (полосы у гусеницы — отсутствие полос, белый кокон — желтый кокон). — По Тойяма из Пржибрама.

для большинства Antirrhinum характер, т.-е. они двугубые (зигоморфные), у другой же цветок является правильным (радиальным). В первом поколении доминирует красный цвет (в несколько ослабленном виде — о чем дальше) и нормальная форма цветка, во втором поколении происходит расщепление, и появляются кроме красных зигоморфных цветов такие же желтые, а также радиальные цветки, окрашенные как в красный, так и в желтый цвет (см. рис. 29).

Наконец, в виде примера наиболее сложных расщеплений, на рис. 30 изображено скрещивание двух рас ячменя, отличающихся 4 парами признаков, и те 16 различных форм (фенотипов), на которое распадается при расщеплении потомство этого тетрагибрида.

Примеров подобного же рода, т.-е. когда законы Менделя распространяются на особенности, связанные уже не с окраской, а с формой или со строением тех или иных особей, можно было бы привести очень много. Чтобы не увеличивать без нужды размеров этой главы, укажем лишь на гребни кур, о которых будет речь несколько далее, или на такую особенность, как длинная шерсть, свойственнаяне которым породам наших домаш-

них животных (некоторым собакам, так называемым ангорским кроликам и морским свинкам и пр.). Последний признак, как показали исследования Кастля над грызунами (11) и Ланга над собаками (57), является

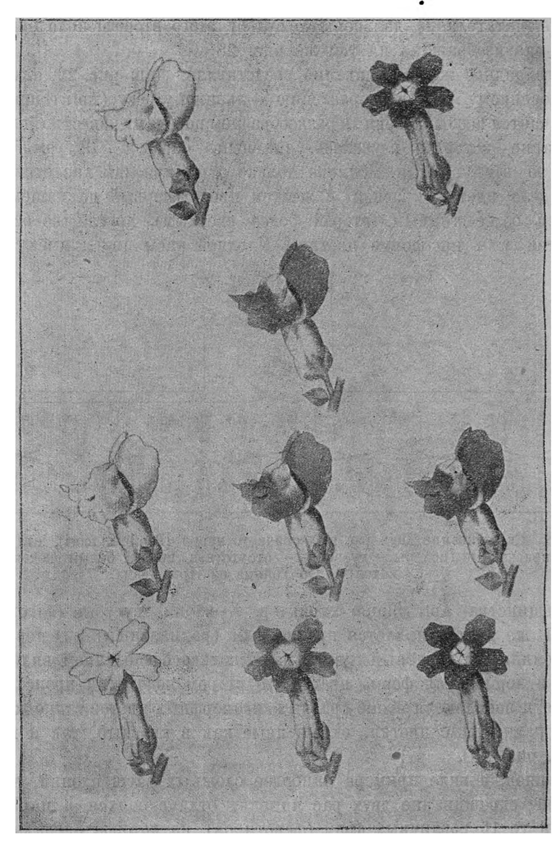


Рис. 29. Скрещивание двух рас львиного зева (Antirrhinum majus), отличающихся двумя признаками (красный цвет — желтый цвет, нормальный цветок — пелорический цветок). — Из Баура (Wandtafeln).

обыкновенно рецессивным, т.-е. исчезает в первом поколении гибридов, появляясь в следующих при расщеплении. Наследуются по Менделю и различные особенности в строении черепа (76).

Наиболее интересно, однако, что подлежат действию законов Менделя даже чисто физиологические особенности. Так, Корренс, скрещивая двулетнюю форму белены Hyoscyamus niger (var. biennis) с ее однолетней формой (var. annuus), убедился, что двулетность является домини-

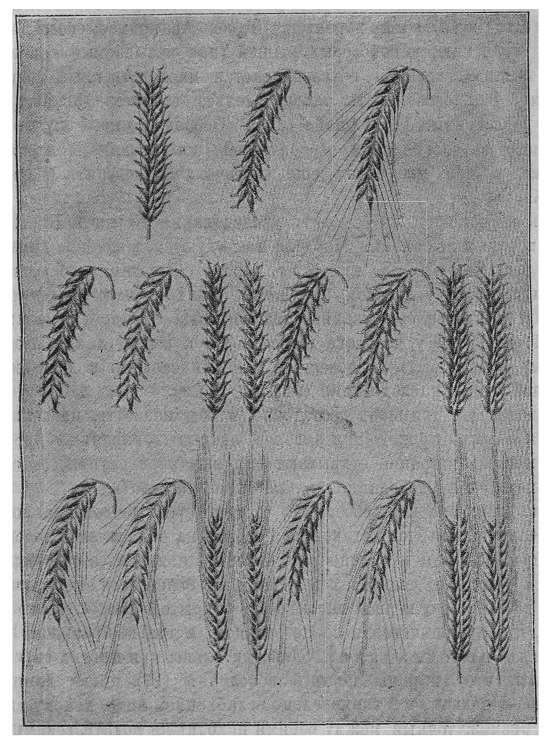


Рис. 30. Скрещивание двух рас ячменя, отличающихся четырьмя парами признаков (слева— прямой, *безостый, четырехрядный, с белыми чешуями; справа—*повислый, остистый, *двурядный, *с черными чешуями; * обозначает доминирующие признаки): в верхнем ряду обе исходные формы и гибрид первого поколения (между ними), в среднем и нижнем ряду—16 форм второго поколения.—Из Баура (Wandtafeln).

рующим признаком (23). Бэтсон отмечает в своей книге (4), что у лошадей рысь доминирует над иноходью. Всецело менделистической наследственностью управляется число откладываемых яиц у кур, по Пёрлю (74). Невосприимчивость растений к инфекционным заболеваниям, вызываемым

различными грибками, как показали исследования ряда авторов [см. особенно работу Вавилова (96)], также наследуется по Менделю. Даже инстинкты не избегают подчинения законам Менделя, как это установлено недавно для способности кур быть наседкой (86).

Иногда при этом дело идет о физиологических особенностях, носящих уже патологический характер. Такова, например, способность к танцам, т.-е. верчению, у некоторых мышей (нак называемые «японские танцующие мыши»), которая обусловливается наследственным повреждением лабиринта. Эта особенность также следует законам Менделя, относясь к числу рецессивных [Дэрбишайр (26)]. Особенно много случаев наследования чисто патологических особенностей по законам Менделя известно у человека, о чем мы будем еще иметь случай говорить более подробно в главе X.

Нельзя, наконец, не отметить исследования Пёрля и Бартлетта (75), согласно которым по законам Менделя наследуются даже невидимые химические особенности кукурузы в роде содержания сока, количества белка, жира, золы, углеводов, при чем в одних случаях доминирует высокое, в других низкое содержание этих веществ. Точно так же и химические свойства крови у человека (способность к гемоагглютинации и т. п.), повидимому, могут быть до известной степени сведены к довольно простой дигибридной схеме наследования (32, 60, 54).

Приведенных примеров достаточно, чтобы показать, насколько велика и обширна область приложения законов, открытых скромным августинским монахом, и сколь широкие открывают они нам перспективы, о которых при прежних методах исследования нельзя было и мечтать.

После этого краткого обзора мы можем перейти к современному состоянию менделизма, при чем остановимся сперва на его главных положениях — правиле преобладания и законе расщепления, а затем (в следующей главе) перейдем к учению о свойствах и некоторым более сложным случаям.

Что касается до первой законности, открытой Менделем, то мы отмечали уже, что лучше назвать ее не законом, а только правилом, и говорить о правиле преобладания. Действительно, при многих скрещиваниях наблюдается, что гибриды первого поколения (F_1) имеют доминирующее свойство не в полном, а в значительно ослабленном виде, почему они и получают вид, промежуточный между обеими исходными родительскими формами. Благодаря этому гетерозиготные формы становятся легко заметными на глаз, и мы можем всегда отличить их от доминантных гомозиготных форм.

Наилучший пример этого рода представляет скрещивание белой и красной расы американского растения Mirabilis jalapa, исследованное Корренсом (31). Первое поколение гибридов в этом случае является розовым, т.-е. стоит по своей окраске как бы посередине между обеими исходными формами. Во втором поколении получающиеся при расщеплении гетерозиготные формы сохраняют тот же цвет, напротив, доминантные гомозиготные формы являются такими же красными, как и одна из форм родитель-

ского поколения. В результате второе поколение гибридов состоит из 3 групп форм: красных, розовых и белых в отношении 1 : 2 : 1 (рис. 31).

То же самое явление наблюдалось и у некоторых других растений; оно заметно, между прочим, и на том скрещивании, которое изображает наш рис. 29: у гибридов между желтой и красной расой Antirrhinum majus цветы не красные, а розовые, что заметно и у гетерозиготных форм второго поколения, и благодаря этому в этом поколении здесь возникает не 4 группы различных по внешности форм, как в разобранных нами выше примерах, а уже 6. Последнее вполне понятно, раз по отношению к данному признаку гомозиготное и гетерозиготное состояние различимо уже на глаз: благодаря этому формы состава AABB, AABb, AaBB и AaBb не сливаются в один общий фенотип, а разделяются на два самостоятельных (в данном случае растения с нормальными красными и с нормальными розовыми цветами). То же самое можно повторить про растения состава AAbb и Aabb (формы с пелорическими красными и с пелорическими розовыми цветами). По решотке Пённетта легко можно подсчитать, что вместо отношения $\frac{AB}{9} : \frac{Ab}{3} : \frac{aB}{3} : \frac{ab}{1}$ мы получаем здесь другое, а именно:

$$\frac{AAB}{3} : \frac{AaB}{6} : \frac{AAb}{1} : \frac{Aab}{2} : \frac{aB}{3} : \frac{ab}{1}.$$

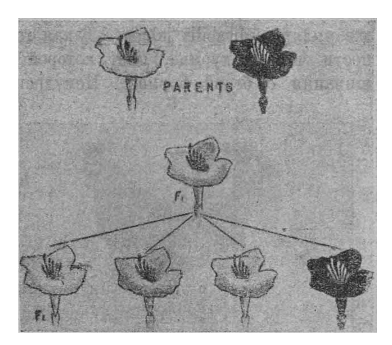


Рис. 31. Скрещивание белой и красной расы Mirabilis jalapa. — По Корренсу из Моргана.

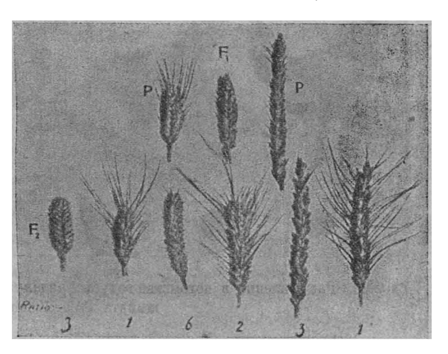


Рис. 32. Скрещивание двух сортов пшеницы: остистой с коротким колосом и безостой с длинным колосом. В F_1 доминирует отсутствие остей, длина колоса промежуточная; в F_2 расщепление на 6 групп особей. — По Биффену из Бэтсона.

То же самое видим мы при скрещивании двух сортов пшеницы, изображенном на рис. 32. Словом, число форм, т.-е. фенотипов, из которых состоит второе поколение, при этом всегда должно увеличиваться.

Прекрасный пример подобного же рода из животного царства был описан Бэтсоном (5) у особой породы кур, получивших название голубых

андалузских кур. Эти формы отличаются удивительным непостоянством, и от двух экземпляров этой породы происходят наравне с голубыми особями всегда черные и белые (рис. 33). Разгадка этого явления кроется в том, что голубой цвет андалузских кур свидетельствует об их гетерозиготности подобно тому, что мы видели выше относительно розовых экземпляров Mirabilis jalapa. Такая голубая курица или петух есть в сущности черная курица, цвет которой ослаблен от предшествующего скрещивания с белой формой. Немудрено, поэтому, что в потомстве голу-

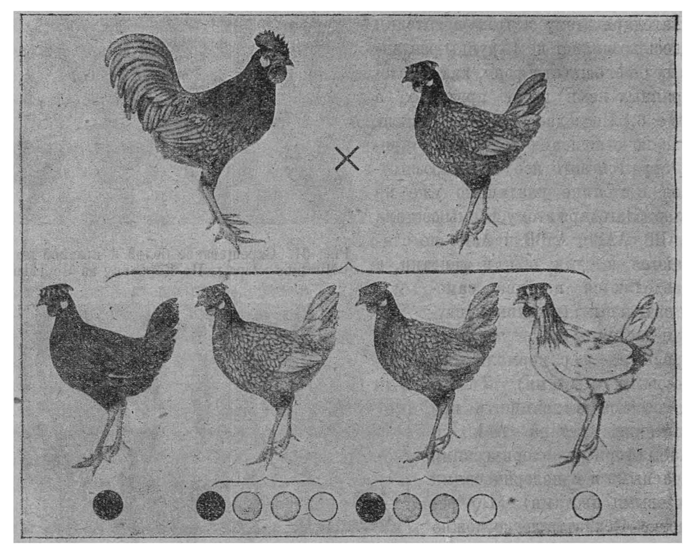


Рис. 33. Расщепление в потомстве голубых андалузских кур.—По Бэтсону из Гольдшмидта (Wandtafeln).

бых андалузских кур наблюдаются черные, голубые и белые особи в отношении 1:2:1, при чем лишь крайние формы постоянны.[1]

Голубой цвет андалузских кур зависит от распределения черного и белого пигмента родителей в одном и том же пере. Нередко подобное смешение или, вернее, соединение рядом друг с другом обеих родительских особенностей, вызывающее промежуточный характер гибрида, выступает

[1] Как установлено недавно Липпинкоттом (61), на самом деле здесь отношения несколько сложнее, и данное скрещивание является по существу дигибридным, но протекающим, как моногибридное, благодаря полному сцеплению факторов — см. дальше, глава VIII.

еще более резко. Мы приведем только один пример этого рода, относящийся тоже к курам и взятый из исследования Дэвенпорта (28) о наследственности их окраски (рис. 34). Такие гибриды называются нередко **мозаичными**, и прежде некоторые исследователи видели в подобных случаях нечто особенное, резко отличающееся от менделистической наследственности. Однако между мозаичными помесями и простым промежуточным характером первого

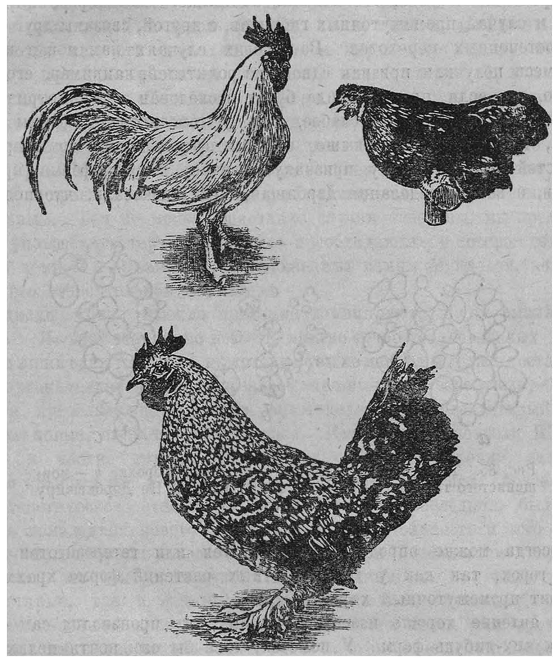


Рис. 34. Скрещивания у кур: белый петух (леггорн), черная курица (бентамка) и их мозаичный гибрид. — Из Дэвенпорта.

поколения гибридов, как в разобранных нами выше примерах из растительного царства, нельзя провести резкой границы, и это, несомненно, явления одного порядка.

Таким образом, в некоторых случаях преобладания одного свойства над другим не замечается, и первое поколение помесей носит промежуточный характер. В виду этого некоторые авторы [1] различают два типа

[1] Особенно резко проводит это различие Плате в своей книге о наследственности (81).

менделистической наследственности: типичный менделевский случай, или тип гороха (Pisumtypus), и случай промежуточных гибридов, или тип кукурузы (Zeatypus), так как последнее явление было впервые подмечено при скрещивании некоторых рас кукурузы Корренсом (19). Однако подобное деление при ближайшем рассмотрении оказывается совершенно искусственным и мало пригодным для действительного разграничения явлений.

Корренс же показал, что явление настоящего доминирования, с одной стороны, и случай промежуточных гибридов, с другой, связаны друг с другом рядом постепенных переходов. Во многих случаях нам может казаться, будто помеси получили признак одного из родителей, например, его окраску полностью, но если цвет гибрида будет исследован колориметрически, то окажется, что он гораздо слабее, чем у гомозиготной формы (22). — У гороха, как мы видели выше, круглая форма семян доминирует над морщинистой; однако этому признаку отвечает также форма крахмальных зерен, и вот исследования Дэрбишайра (27) показали, что под микро-

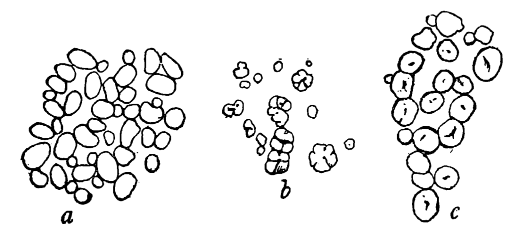


Рис. 35. Крахмальные зерна: *a* — круглого гороха, *b* — морщинистого гороха, *c* — помеси между ними. — По Дэрбишайру из Плате.

скопом всегда можно определить гомозиготен или гетерозиготен данный круглый горох, так как у гетерозиготных растений форма крахмальных зерен носит промежуточный характер (рис. 35).

Это явление хорошо известно каждому, кто производил сам скрещивания у каких-нибудь форм. У помесей, хотя бы они почти целиком удавались в одну из исходных форм, почти всегда можно подметить ослабление ее особенностей от скрещивания. Баур высказывает даже мысль, что полного доминирования вообще не бывает, а допущение его основывается на несовершенстве наших способностей распознавания отличий (8).

Раз это так, то казалось бы, лучше заменить самое название «правило доминирования» каким-нибудь другим. И, действительно, некоторые авторы предпочитают говорить о п р а в и л е е д и н о о б р а з и я первого поколения гибридов, которое лишь отмечает однотипность его, не касаясь вопроса, имеет ли при этом место доминирование или случай промежуточных гибридов. Именно так поступают Ланг (56) и Гэккер (44) в своих сводках по наследственности.

Однако и правило единообразия отнюдь не абсолютно (почему даже его авторы не пытались говорить о законе единообразия, а только о правиле), и из него известны исключения, когда гибриды первого поколения многообразны и варьируют от одной родительской формы к другой. В качестве примера можно указать на наследование некоторых форм гребня и лишних пальцев (гипердактилии) у кур, изученное Дэвенпортом (30). При этом, если скрещивается, например, форма, имеющая 5 или 6 пальцев на ногах, с нормальной 4-палой формой, то в первом поколении гибридов наблюдаются как эти два типа, так и переходные между ними, т.-е. с 4 или 5 пальцами на одной ноге и с 5 или 6 на другой, и в общем F_1 очень многообразно. Подобные примеры известны и у некоторых других форм: например, при скрещивании двух форм мушки Drosophila, отличающихся нюансами черного цвета (одна цвета сажи, другая цвета эбенового дерева), F_1 по Моргану (65) заключает все переходы между ними, так что очень трудно решить, какой тип следует признать здесь доминантным и какой рецессивным. Тем не менее, раз такие случаи известны, мы предпочитаем все же употреблять термин «правило преобладания», в котором сохраняется одно из немногих выражений, предложенных самим Менделем, но с оговоркой об его относительном характере.

Однако какие именно признаки доминируют, и чем вызывается это явление? На этот счет у нас нет еще вполне точно установленных данных, и имеются лишь одни гипотезы, на которых тем не менее мы должны остановиться.

Первоначально многим казалось чрезвычайно вероятным, будто оказывается преобладающим всегда филогенетически более старый признак, более же новые, напротив, рецессивны. Именно так смотрели Штандфусс, де-Фриз и многие другие. Согласно другой точке зрения, защищаемой особенно Корренсом (24), доминирует всегда признак, более молодой в филогенетическом отношении, ибо появление последнего было как раз вызвано появлением нового зачатка. — Несостоятельность и того и другого взгляда была впервые показана Кастлем (11) и Дэвенпортом (28), которые установили, что у морских свинок и кур доминируют как филогенетически более старые, так и филогенетически более новые признаки. С тех пор эта точка зрения нашла себе подтверждение в целом ряде других работ, и теперь уже совершенно ясно, что в этом отношении нельзя указать никакого общего правила. У кур, например, доминирует черный цвет головы (более древний признак) над белым, но простой гребень, свойственный и Gallus bankiva, рецессивен по отношению к другим формам гребня. Точно так же доминантны серая окраска кроликов и мышей (филогенетически наиболее старая) и такие новообразования, как кривые ноги такс, комолость рогатого скота и т. д.

Для объяснения явлений доминирования была предложена особая гипотеза, носящая название гипотезы (или теории) присутствия-отсутствия (presence and absence hypothesis английских авторов). Впервые она была высказана Бэтсоном и Пённеттом в 1905 году (6) и затем подробно развита ими в их последующих работах (5 III).

Мы видели уже, что все признаки организмов с точки зрения их наследования соединены попарно, при чем каждому доминирующему признаку отвечает соответствующий рецессивный. Для каждой такой пары, как лучше всего называть их по-русски, Бэтсон предложил довольно распространенное теперь в научной литературе название—аллеломорфы (allelomorphs). Казалось бы, каждой такой аллеломорфе, или члену подобной пары, должен отвечать в гаметах соответственный зачаток, или ген, как мы условились уже выше называть вместе с Иоганнсеном подобных носителей наследственных свойств (см. стр. 18). Именно так смотрел на это сам Мендель, но Бэтсон и Пённетт пришли к заключению, что лучше представлять себе дело иначе, именно — допустить, что лишь доминирующие признаки вызываются присутствием в гамете зачатка, рецессивные же особенности возникают при его отсутствии. В этом и состоит сущность гипотезы присутствия-отсутствия.

В следующей главе, при разборе учения о свойствах, мы встретимся с рядом примеров, понимание которых чрезвычайно облегчается, если стоять на почве гипотезы присутствия-отсутствия, которая пользуется в виду этого широким распространением, как чрезвычайно удобный способ представлять себе наблюдаемые при изучении скрещиваний явления. Здесь же мы приведем только один пример, который наглядно покажет нам, почему оказалось более удобным допускать для каждой пары аллеломорф присутствие не двух особых, а только одного зачатка. Пример этот взят нами из исследований Бэтсона и Пённетта и касается наследования формы гребня у кур.

Среди различных типов строения гребня у кур, относящихся к различным породам, можно отметить 4 довольно широко распространенных формы: во-первых, простой гребень, свойственный и диким предкам курицы, во-вторых, гороховидный и венчикообразный (последний называют также розовидным) и, наконец, ореховидный (см. рис. 36).—Опыты скрещивания показали, что как гороховидный, так и венчикообразный гребни доминируют над простым с последующим расщеплением в отношении 3:1. Оставалось выяснить, что произойдет при скрещивании друг с другом этих двух доминирующих форм, при чем можно было ожидать, что, если каждой форме гребня отвечает свой зачаток, то и здесь будет доминировать или гороховидный или венчикообразный гребень, как доминируют они оба над простым, а затем произойдет расщепление также в отношении 3:1.

Однако результат получился совершенно иной, и в первом поколении подобных помесей все особи имели ореховидный гребень, которого до того не было вовсе (типичный пример новообразований при скрещивании, о которых мы будем говорить в следующей главе). Еще интереснее оказалось второе поколение помеси, в котором наблюдались все 4 формы гребня, при чем 279 особей имели ореховидный гребень, 132 особи гороховидный, 99 розовидный и 45 простой гребень (см. рис. 36). Это отношение может быть более или менее приведено к отношению 9:3:3:1, характерному для дигибридного расщепления. Как объяснить, однако, это

отношение, а особенно появление в F_2 простого гребня, что как будто непонятно, если признавать и для него самостоятельный зачаток (ген)?

Теория присутствия-отсутствия находит выход из этого затруднения в допущении, что рецессивное состояние вызывается отсутствием известных генов или, иначе говоря, факторов. Простой гребень возникает тогда, когда в гамете нет ни фактора гороховидного, ни фактора венчикообразного гребня. Фактор первого (обозначим его буквой P) превращает простой гребень в гороховидный; фактор венчикообразного или розовидного гребня

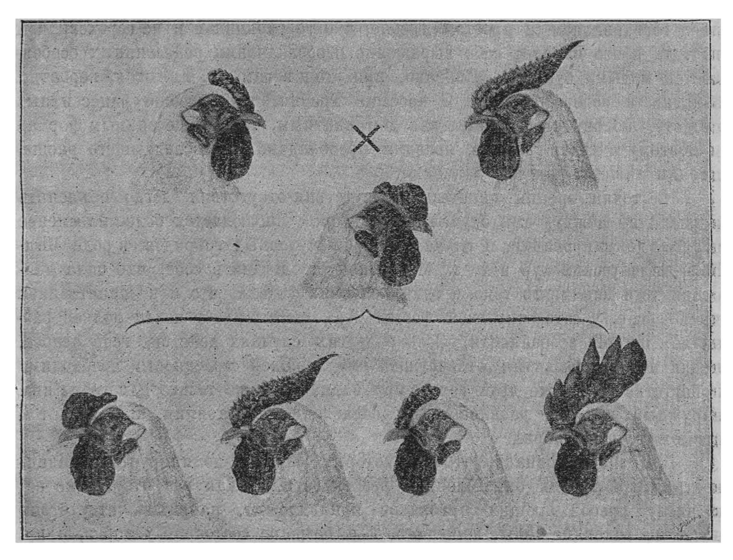


Рис. 36. Скрещивание кур, отличающихся формой гребня: у исходных форм — гороховидный и венчикообразный, в первом поколении — ореховидный, во втором — ореховидный, венчикообразный, гороховидный и простой. — Из Гольдшмидта (Wandtafeln).

(R) в этот последний. У форм с гороховидным гребнем нет фактора венчикообразного гребня, и обратно, почему на языке букв простой гребень, т.-е. форма, имеющая его, pprr, гороховидный — PPrr, венчикообразный — ppRR.

Отсюда становится понятным и весь ход данного скрещивания, который для большей краткости и ясности мы изобразим на буквах:

$$
\begin{array}{ll}
P & PPrr \times ppRR \\
F_1 & PpRr \\
F_2 & 9\ PR + 3\ Pr + 3\ pR + 1\ pr.
\end{array}
$$

Единственное добавочное допущение, которое нам приходится при этом сделать, это — что одновременное присутствие обоих факторов P и R придает гребню ореховидную форму, что вполне согласуется с данными опыта.

Таким образом, гипотеза присутствия-отсутствия была вызвана к жизни теми затруднениями, с которыми сталкивается противоположный взгляд, будто как доминантные, так и рецессивные признаки имеют в гаметах одинаковые гены. С точки зрения гипотезы Бэтсона, это не так, и мы имеем дело лишь с известным признаком и отсутствием его. Таким образом, здесь дело идет не о желтом и зеленом горохе, а о желтом и не-желтом, не о гороховидном и простом гребне, а о гороховидном и не-гороховидном и т. д., и это находит себе выражение в обозначении рецессивных особенностей малыми буквами. Конечно, при этом в гаметах имеются, вероятно, зачатки и зеленого цвета и простого гребня, т.-е. вообще рецессивных свойств, но они свойственны как доминантным, так и рецессивным формам и поэтому с точки зрения явлений преобладания и последующего расщепления лишены для нас значения.

С точки зрения гипотезы присутствия-отсутствия легко объяснить и различие между теми случаями, в которых наблюдается более или менее полное доминирование, и случаями промежуточных гибридов в роде Mirabilis, андалузских кур и т. д. Мы можем представить себе, что сила действия того или иного гена в одних случаях такова, что и в единственном числе (т.-е. у гетерозиготной формы Aa) он вызывает почти полное развитие данной особенности. Зато в других случаях действие гена слабее, и для полного развития отвечающей ему внешней особенности необходимо присутствие в зиготе двух генов, при наличности же только одного из них наружный признак развивается в ослабленном состоянии, и получается промежуточный гибрид.

Мы знаем, однако, что в некоторых случаях доминирует не наличность какой-нибудь определенной особенности, а как раз отсутствие ее: к числу преобладающих признаков принадлежит, например, отсутствие полос на раковине Helix, комолость, т.-е. безрогое состояние у коров, и пр. С теорией присутствия-отсутствия это обстоятельство легко может быть согласовано при допущении, что во всех этих случаях доминирует особый задерживающий фактор, мешающий проявиться данной особенности. Обозначая последний буквой H (Hemmungsfaktor), мы должны рассматривать комолую корову как HG, где G — ген, вызывающий развитие рогов, а нормальную форму с рогами—как hG. Фактор G, как одинаково присутствующий у обеих форм, в расчет, конечно, итти не может, и его обычно даже не обозначают, как не обозначают все те гены, которые вызывают каждое рецессивное состояние. Например, в наших формулах гребней у кур правильнее было бы прибавить всюду еще одну букву E, обозначающую фактор или факторы, от которых зависит развитие простого гребня. Последний в этом случае должен обозначаться как EEpprr, гороховидный— как EEPPrr и т. д., но обыкновенно буквы EE, как общие всем формам гребня, для краткости опускают, тем более что отвечающие им гены не играют

никакой роли при процессах преобладания и расщепления. Однако отмеченного обстоятельства не следует упускать из вида во избежание недоразумений.

Изложенная нами гипотеза присутствия-отсутствия была одно время общепринятой, как чрезвычайно удобный способ совершенно конкретно представлять себе наиболее сложные явления, наблюдающиеся при скрещивании. Однако, как мы отметили это уже в первом издании нашей книги, эта гипотеза больше описывает явления, чем объясняет их, и в этом отношении она стоит далеко позади гипотезы чистоты гамет, предложенной Менделем, на основании которой можно даже предугадывать новые отношения.

Уже в 1914 году, во втором издании своей книги по наследственности (8), Баур высказывался против гипотезы присутствия-отсутствия, считая ее основную предпосылку — присутствие зачатка лишь в случае доминирующей особенности—ничем не доказанной. Годом позже появилась книга Моргана и его сотрудников о механизме менделистической наследственности (64), в которой гипотезе Бэтсона и Пённетта был нанесен решительный удар.

Дело в том, что кроме простых аллеломорф, с которыми мы до сих пор имели дело, состоящих из доминирующего и рецессивного признака, у многих организмов имеются и множественные аллеломорфы, как их теперь называют, каждый из членов которых составляет с любым другим членом такой аллеломорфы пару, т.-е. или доминирует над ним или рецессивен по отношению к нему. Подробнее мы разберем это явление в следующей главе, теперь же лишь отметим, что гипотеза присутствия-отсутствия к подобным случаям не приложима, откуда приходится сделать вывод, что не только доминирующим особенностям, но и рецессивным присущи в гаметах особые зачатки, или гены. «Предполагать отсутствие фактора на основании отсутствия внешней особенности,—говорит Морган, — столь же наивно, как думать, что животное двигается к свету потому, что любит последний».

За всем тем гипотеза присутствия-отсутствия чрезвычайно удобна, как чисто описательная (хотя и неверная по существу дела) формулировка наблюдаемых нами явлений. Вот почему мы будем иногда пользоваться ею в дальнейшем изложении, чтобы легче ориентироваться в некоторых довольно сложных вопросах.

Чтобы покончить, наконец, с явлением преобладания, отметим, что Тоуэр (92) своими опытами над колорадским жуком пытался доказать, будто внешние условия (влажность, температура) могут резко изменить характер этого явления: при скрещивании одних и тех же форм в его опытах в одном случае имело место доминирование, в другом получались промежуточные гибриды и т. д. Однако этот случай стоит особняком среди громадного количества остальных, где подобного влияния среды не замечается.

Тем не менее наблюдение Тоуэра все же не является чем-то ошибочным, так как Морган и его сотрудники наблюдали то же самое по отно-

шению к некоторым особенностям изучавшейся ими мухи Drosophila melanogaster (64). Так, нормальное распределение полос на брюшке у этой мухи доминирует над ненормальным, если в культуре нет достаточной влажности, при обилии же пищи и влажности доминирующей особенностью является ненормальное распределение полос.

Таким образом, и в этом случае весьма трудно сказать, какой именно из данных признаков следует признать вообще доминирующим и какой вообще рецессивным, и это наглядно свидетельствует о том, что явление доминирования не имеет особенно важного значения для менделистической наследственности, и во всяком случае не оно наилучшим образом характеризует ее.

Переходя ко второму закону Менделя — закону расщепления, мы должны прежде всего отметить, что это уже не правило, допускающее те или иные исключения, а настоящий закон, отступления от которого могут быть только кажущимися. В виду этого для менделистической наследственности наиболее характерно именно расщепление, почему эту наследственность и называют нередко альтернативной (чередующейся).

О причинах, вызывающих расщепление и заключающихся в гипотетической чистоте гамет у гибридов, мы говорили уже достаточно подробно выше, почему к этому можем более не возвращаться. Выше же было указано, что каждая пара признаков ведет себя при расщеплении так, как будто бы других пар кроме нее не было (правило независимости или самостоятельности признаков), почему формула расщепления, если иметь в виду чисто фенотипическое строение, имеет такой характер:

$$(3+1)^n = (3+1)\ (3+1)\ (3+1)\ldots$$

Отсюда легко вывести характерные отношения для скрещиваний с любым числом признаков, именно:

в случае моногибридов — 3 : 1,
в случае дигибридов — 9 : 3 : 3 : 1,
в случае тригибридов — 27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1,
в случае тетрагибридов — 81 : 27 : 27 : 27 : 27 : 9 : 9 : 9 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 3 : 1
и т. д. и т. д.

Однако эти отношения могут в некоторых случаях изменяться и приобретать иной характер. С одним из примеров подобного рода мы имели дело уже выше, при разборе случая промежуточных гибридов. При этом гетерозиготные формы становятся по своему внешнему виду отличны от гомозиготных, благодаря чему число групп особей, т.-е. фенотипов, возникающих при расщеплении, увеличивается. Так, в случае моногибридного расщепления (Mirabilis jalapa, андалузские куры — рис. 31, 33) возникают не два, а три фенотипа, и вместо двойного отношения 3 : 1 мы имеем тройное 1 : 2 : 1. То же самое мы видели, например, у Antirrhinum и пшениц (рис. 29, 32) в случае дигибридного скрещивания: здесь по типу промежуточных гибридов наследовалась только одна пара аллеломорф, но от этого

число фенотипов в F_2 увеличилось с 4 до 6, и вместо обычного отношения 9:3:3:1 мы получили другое — 3:6:1:2:3:1. Пользуясь решоткой Пённетта, не трудно предсказать, что, если бы и вторая пара аллеломорф наследовалась тоже по типу промежуточных гибридов, то у нас получилось бы 9 фенотипов (совпадающих при этом с генотипами), и отношение их было бы таким—1:2:2:4:1:2:1:2:1.

То же самое происходит при всех полигибридных скрещиваниях — тригибридном, тетрагибридном и т. д. В случае тригибридов, например, число фенотипов F_2 равно 8. Однако, если только одна пара признаков наследуется по типу промежуточных гибридов, число их здесь увеличивается до 12, при двух таких парах до 18 и, наконец, при трех до 27, совпадая при этом с числом генотипов. Справедливость всего этого, а также наблюдающиеся при этом отношения читатель легко может вывести сам при помощи решотки Пённетта.

Таким образом, число фенотипов в F_2 в случае наследования по типу промежуточных гибридов (Zeatypus, или тип кукурузы некоторых авторов) увеличивается, и соответствующее отношение превращается в другое, более длинное. Очень часто, однако, наблюдается прямо противоположный случай, именно, что число фенотипов уменьшается (один или два типа оказываются неразличимыми от третьего), и соответствующее отношение оказывается более коротким. Так, в случае дигибридов возможно сокращение числа фенотипов с 4 до 3 и даже до 2, и благодаря этому мы получаем вместо типичного отношения 9:3:3:1 другие, например, 9:3:4 или даже 9:7. Подобные «неожиданные» отношения становятся вполне понятными, как только мы разберемся в их причине, что лучше всего пояснить на каком-нибудь примере.

Излюбленными цветами у мышей и кроликов являются три: серый черный и белый. Как показывают многочисленные опыты скрещивания, серая окраска доминирует над черной; следовательно, первую можно обозначить как G, вторую — как g. С другой стороны, всякое окрашенное состояние доминирует над альбинизмом, что зависит, как мы увидим дальше, от присутствия у всех окрашенных форм особого фактора окраски A, которого нет у альбиносов (a). Следовательно, серая мышь или кролик будет на языке буквенных обозначений AAGG, черные формы тех же грызунов AAgg и т. д. У белых мышей общий фактор окраски отсутствует, почему мы должны обозначить их как aa, но, оказывается, альбиносы происходят всегда от каких-либо окрашенных форм, следовательно, возможны белые мыши или кролики, происходящие от серых (путем утери фактора окраски), и белые мыши или кролики, происходящие (тем же путем) от черных. Очевидно, первых (альбиносов от серых) следует обозначить как aaGG (нет гена окраски, но есть ген серого цвета), вторых же (альбиносов от черных)— как aagg (нет ни гена окраски, ни гена серого цвета, отчего у окрашенных форм развился бы черный цвет). При этом мы опять видим пример того, как облегчается понимание всех этих отношений, если стоять на почве разобранной нами выше гипотезы присутствия-отсутствия.

*

В случае скрещивания серой мыши (AAGG) с белой, происходящей от серых же предков, т.-е. состава aaGG, различие заключается только в факторе окраски (A — a), почему в первом поколении доминирует серый цвет, во втором же происходит расщепление на серых и белых в отношении 3:1. То же самое будет, конечно, иметь место при скрещивании черной мыши (AAgg) с альбиносом, происходящим от черных мышей, т.-е. имеющим состав aagg. — Произведем теперь скрещивание серой мыши с белой, происходящей от черных (рис. 37), различие между которыми

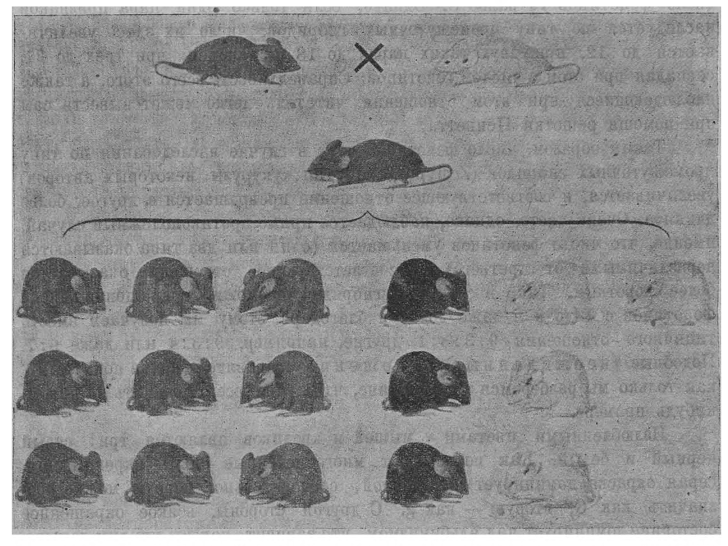


Рис. 37. Скрещивание серой и белой мыши, отличающихся двумя парами признаков (окрашенная — белая, серый цвет — черный цвет). — Из Гольдшмидта (Wandtafeln).

двойное: и по отношению к фактору окраски вообще (A — a) и по отношению к цвету последней (G — g). В первом поколении окраска доминирует над альбинизмом и серый цвет над черным, почему получаются гетерозиготные серые мыши состава AaGg. Во втором поколении должно происходить расщепление на 4 группы форм, именно:

$$9\,AG + 3\,Ag + 3\,aG + 1\,ag.$$

Мыши первой категории (AG) — серые, второй (Ag) — черные, третьей (aG) — альбиносы от серых, четвертой (ag) — альбиносы от черных (см. рис. 37). Однако последние две категории отличаются лишь по своим наследственным свойствам, генотипическому составу, по внешности же совер-

шенно неразличимы, сливаются в один фенотип. Благодаря этому получается отношение

9 серых : 3 черных : 4 белых.

Возьмем еще один случай этого рода, уже из тригибридных скрещиваний. Дело идет о скрещивании двух форм пшениц: так называемой карликовой (compactum) и квадратноголовой (square-head), отличающихся формой колоса (рис. 38). — В первом поколении доминирует тип compactum, во втором появляются 4 типа в следующем отношении:

типа compactum	с очень длинным колосом	с колосом средней длины	типа square-head
48	9	6	1

Объясняется это отношение тем, что здесь замешаны три пары факторов: C — c, L — l, M — m. Фактор C своим присутствием обусловливает особенности compactum и не дает проявиться действию других доминантных факторов. Среди форм, лишенных фактора C, одновременное присутствие L и M делает колос очень длинным, от одного фактора L или M колос получает среднюю длину, наконец, формы строения clm являются квадратноголовыми. Таким образом, данное скрещивание протекает так:

	Compactum		Square-head	
P	ccLLMM	×	ccllmm	
F_1		CcLlMm		
F_2	27 CLM 9 CLm 9 clM 3 Clm	9 cLM	3 cLm 3 clM	1 clm
	48 типа compactum	9 с длинным колосом	6 с колосом средней длины	1 типа square-head.

Таким образом, выведенные нами выше отношения для моно-, ди-, тригибридов и т. д. могут изменяться, становясь то более длинными, то более короткими—в зависимости от увеличения или уменьшения числа фенотипов. Однако каким образом сводятся получаемые в опыте цифры к этим более простым отношениям, почему мы можем в одном случае признавать достаточным **совпадение наблюдаемых чисел с ожидаемыми**, в другом же отрицать наличность подобного совпадения? На этом чрезвычайно важном вопросе мы должны остановиться в заключение настоящей главы.

В самом деле, мы видели выше, что изображенное на рис. 23 отношение 42 желтых горошин к 15 зеленым можно свести к простому менделевскому отношению 3 : 1, что полученный Тойяма при расщеплении у шелковичного червя ряд 6385, 2147, 2099, 693 сводится к дигибридному отношению 9 : 3 : 3 : 1 и т. д. Однако как проверить, правильно ли в каждом данном случае подобное сведение или нет?

Для этого нам необходимо познакомиться с одним довольно простым приемом вариационной статистики, который позволяет решать эти вопросы без всякого участия субъективного элемента.

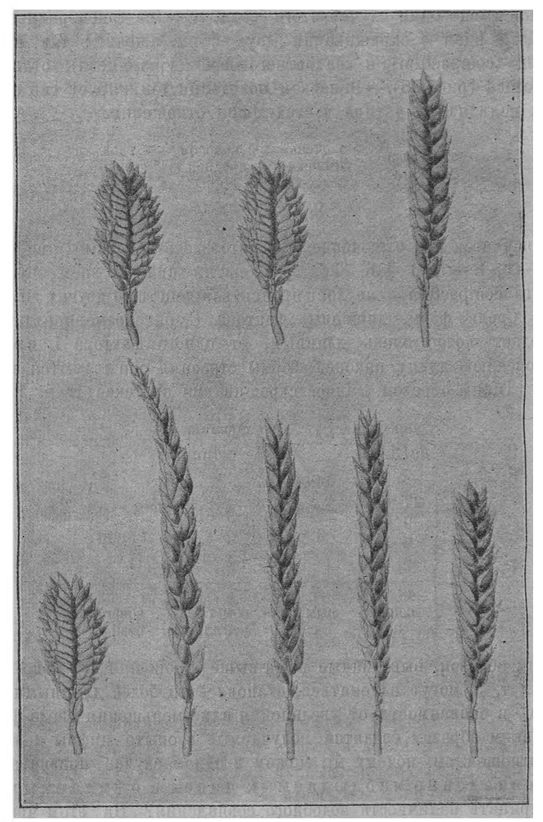


Рис. 38. Скрещивание пшениц — карликовой (верхний ряд слева) и квадратноголовой (верхний ряд справа), отличающихся тремя парами признаков; гибрид F_1 — в верхнем ряду между исходными формами, гибриды F_2 (четыре различных типа) — в нижнем ряду. — Из Баура (Wandtafeln).

При этом прежде всего нужно вычислить те ожидаемые числа, которые при данной сумме вполне точно отвечают предполагаемому простому отношению, или идеальным числам. — В первом из взятых нами при-

меров общее число горошин — 57, идеальное отношение 3:1; следовательно, ожидаемыми числами, вполне отвечающими этому отношению, будут $42,_{75}$ и $14,_{25}$. Во втором примере общее число особей в F_2 — 11324, предполагаемое отношение 9:3:3:1, значит, при этой сумме ожидаемые числа, отвечающие данному отношению, должны быть таковы: $6369,_{75}$; $2123,_{25}$; $2123,_{25}$; $707,_{75}$. Способ вычисления этих ожидаемых чисел в общем настолько прост, что не требует каких-либо особых пояснений. Если обозначить сумму идеальных чисел (т.-е. членов предполагаемого простого отношения) буквой K, а сумму наблюдаемых в опыте чисел буквой n, то соответствующее каждому идеальному числу (J) ожидаемое число (q) можно вычислить по формуле:

$$q = J \cdot \frac{n}{K}.$$

В первом примере $K = 4$, $n = 57$, $J_I = 3$, $J_{II} = 1$, следовательно,

$$q_I = J_I \cdot \frac{n}{K} = 3 \cdot \frac{57}{4} = 42,_{75} \text{ и } q_{II} = J_{II} \cdot \frac{n}{K} = 1 \cdot \frac{57}{4} = 14,_{25}.$$

Затем мы должны вычислить так называемую среднюю ошибку для каждого из ожидаемых чисел, которая зависит как от его абсолютной величины, так и от суммы всех наблюдавшихся случаев. Эта величина покажет нам, насколько могут действительные числа уклоняться от ожидаемых без того, чтобы произошло несоответствие с предполагаемым отношением, т.-е. с идеальными числами.

Не входя в способ вычисления средней ошибки по существу, что завело бы нас очень далеко, дадим для нее готовую формулу:

$$m = \sqrt{\frac{q(n - q)}{n}},$$

где q — данное ожидаемое число, а n — сумма наблюдавшихся в опыте случаев.

В первом из взятых нами примеров $n = 57$, $q_I = 42,_{75}$, $q_{II} = 14,_{25}$, откуда

$$m_{q_I} = \sqrt{\frac{42,_{75} \cdot 14,_{25}}{57}} = 3,_{27};$$

$$m_{q_{II}} = \sqrt{\frac{14,_{25} \cdot 42,_{75}}{57}} = m_{q_I} = 3,_{27}.$$

Следовательно, теперь можно изобразить q_I и q_{II} так: $q_I = 42,_{75} \pm 3,_{27}$; $q_{II} = 14,_{25} \pm 3,_{27}$, где второе слагаемое обозначает среднюю ошибку каждого из ожидаемых чисел, в пределах которой возможно колебание действительного числа без нарушения общего отношения. Наблюдаемые числа здесь 42 и 15; они лежат в пределах этого возможного колебания; значит, сведение этого случая к отношению 3:1 вполне допустимо.

Вычислим теперь все эти величины для взятого нами второго примера с расщеплением у шелковичного червя в опытах Тойяма. Мы имеем при этом

идеальные числа (J) . .	9	3	3	1	; K = 16
наблюдаемые числа (p).	6385	2147	2099	693	; n = 11324
ожидаемые числа (q) .	6369,75	2123,25	2123,25	707,75	; n = 11324
	±	±	±	±	
их средние ошибки (m)	52,79	41,53	41,53	25,76	
разность между наблюдаемыми и ожидаемыми числами (p — q) .	15,25	23,75	24,25	14,75	

Это небольшое вычисление наглядно показывает нам, что числа, полученные Тойяма, обнаруживают достаточно большое совпадение с ожидаемыми числами, и разность между ними и последними лежит в пределах возможных уклонений от ожидаемых чисел.

Другое дело, если бы в результате подобного вычисления оказалось, что эта разность по отношению к одному или некоторым числам значительно превышает среднюю ошибку ожидаемого числа. Это показало бы нам, что или мы неправильно наметили наш ряд идеальных чисел, т.-е. выбрали не то отношение, которое в действительности имеет место (скажем, мы предположили, что у нас моногибридное отношение 1 : 2 : 1, а в действительности имеет место дигибридное 9 : 3 : 4), или же что здесь имеются какие-то особые причины, нарушающие правильность наблюдаемых отношений. Приведем и здесь один пример этого рода.

Среди канареек имеются два главных типа окраски — желтые и зеленые, а от их скрещивания получаются пестрые формы, которые при дальнейшем разведении дают, благодаря расщеплению, не только себе подобных, но также чисто желтых и чисто зеленых. Дэвенпорт на основании своих опытов пришел к заключению, что данное скрещивание является дигибридным, так как зеленым канарейкам присущ фактор темного цвета N, а у желтых имеется особый фактор пятнистости M, оказывающий свое действие лишь в присутствии первого фактора (29). Таким образом, ход этого скрещивания, по Дэвенпорту, протекает так:

P nnMM × NNmm
желтые зеленые

F_1 NnMm
пестрые

F_2 9 NM + 3 Nm + 3 nM + 1 nm
пестрые зеленые желтые

Однако ни в опытах Дэвенпорта, ни в опытах автора этой книги (77) не наблюдалось достаточного совпадения наблюдаемых цифр с ожидаемыми по этой схеме, что видно хотя бы по полученным нами данным:

	Пестрые.	Зеленые.	Желтые.
идеальные числа (J) .	9	3	4
наблюдаемые числа (p)	23	18	9
ожидаемые числа (q) .	28,1	9,1	12,5
	±	±	±
их средние ошибки (m) .	3,31	2,76	3,06
разность (p — q) .	5,1	8,6	5,5

Очевидно, толкование Дэвенпорта нельзя признать правильным.

Заметим, что наилучшим способом для выяснения генотипической структуры каждого гибрида является скрещивание его с гомозиготной чисто рецессивной формой, так как в результате такого скрещивания, как мы видели уже выше (см. стр. 81), получается столько же сортов особей, сколько у гибрида было сортов половых клеток, притом в разном отношении друг к другу, если эти сорта и фенотипически различны.

Действительно,

от скрещивания	получаются формы вида	в отношении
Aa × aa	A — a	1 : 1
AaBb × aabb	AB — Ab — aB — ab	1 : 1 : 1 : 1
AaBbCc × aabbcc	ABC — ABc — AbC — aBC — Abc — aBc — abC — abc	1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1

и т. д., что сразу позволяет установить генотипическое строение испытуемого гибрида. — В частности, на основании таких скрещиваний мы пришли к заключению, что различие между пестрой и желтой канарейкой сводится к трем наследственным факторам, т.-е. что желтая канарейка имеет строение aabbcc, а пестрая — AaBbCc, при чем фактор C, один или при наличии других, вызывает среднее развитие пестроты, а факторы A и B без C делают эти формы лишь слабо испещренными или крапчатыми (77). Однако и при анализе подобных скрещиваний вычисление средних ошибок ожидаемых чисел никогда не является излишним, и его следует настойчиво рекомендовать.

ГЛАВА V.

Закон Менделя.

(Продолжение.)

Учение о свойствах. — Эпистаз, гипостаз. — Факторы окраски у грызунов. — Факторы окраски у Antirrhinum. — Относительность менделистического анализа. — Белые формы. — Однозначные факторы. — Множественные аллеломорфы. — Гипотезы о природе генов. — Отсутствие некоторых зигот и летальные факторы.

Кроме правила преобладания и закона расщепления, разобранных нами в прошлой главе, к основам менделизма относится закон независимости или самостоятельности признаков, гласящий, что каждая пара признаков ведет себя при расщеплении так, как будто бы других кроме нее не было. Благодаря этому наиболее сложные случаи расщепления при нескольких парах признаков сводимы, как это разобрано нами выше, к общей формуле:

$$(A + 2\ Aa + a)\ (B + 2\ Bb + b)\ (C + 2\ Cc + c)\ (D + 2\ Dd + d)\ldots,$$

получающиеся же при этом числовые отношения вытекают из произведения или степени двучлена:

$$(3 + 1)\ (3 + 1)\ (3 + 1)\ (3 + 1)\ldots = (3 + 1)^n,$$

если иметь в виду лишь фенотипические различия, и из произведения или степени трехчлена:

$$(1 + 2 + 1)\ (1 + 2 + 1)\ (1 + 2 + 1)\ (1 + 2 + 1)\ldots = (1 + 2 + 1)^n,$$

если учитывать и генотипическое строение получающихся форм.

Подобное положение вещей возникает благодаря составу каждого организма из самостоятельных и независимых друг от друга наследственных свойств, представленных в половых клетках особыми зачатками, или генами. В этом и состоит сущность учения о свойствах, которое является едва ли не самым важным следствием открытых Менделем законов, почему мы должны остановиться на нем более подробно.

Выше мы отмечали уже, что понятие о подобных наследственных свойствах, своего рода единицах, на которые может быть разложен каждый

организм,[1] было создано еще спекулятивными теориями наследственности, при чем особенно ясно формулировал это понятие де-Фриз (см. стр. 17). Однако до открытия законов Менделя все эти представления носили чисто умозрительный характер, и лишь менделизм дал средство для выяснения отдельных наследственных свойств, почему теперь можно даже говорить о «менделистическом, или гибридологическом анализе», об «анализе на свойства». Такой анализ совершается путем различных скрещиваний, когда во время расщепления состав из тех или иных свойств, если они при этом затронуты, выступает совершенно ясно.

Менделистический анализ делает теперь лишь первые шаги, затрагивая, главным образом, чисто-внешние особенности и почти совершенно не касаясь внутренней организации. К тому он сам по себе не легок: Иоганнсен остроумно сравнил его с химическим анализом, при котором у химика не было бы совсем основных реактивов и он должен был бы анализировать подлежащие анализу вещества при помощи их самих же. К тому же гибридологический анализ, как мы увидим дальше, всегда до известной степени относителен. Все это заставляет некоторых склонных к излишнему скептицизму авторов высказываться в пользу того, будто бы основные процессы наследственности недоступны менделистическому анализу и т. д. Эти заключения кажутся нам, однако, чрезвычайно мало обоснованными и в лучшем случае преждевременными, положение же менделизма и учения о свойствах в настоящее время таково, что к нему чрезвычайно подходят слова Баура: «побольше экспериментировать и поменьше теоретизировать — вот девиз ближайшего времени!» В виду этого мы переходим к современному положению учения о свойствах, оставляя в стороне вопрос, как далеко удастся в дальнейшем продвинуться в этом направлении менделизму.

Итак, что же нужно понимать под именем наследственной единицы, свойства, менделистического фактора (все эти термины являются синонимами)? Конечно, было бы совершенно неправильно принимать за них различные внешние особенности или наружные признаки организмов. Иногда подобное совпадение, действительно, имеет место, и внутреннее свойство находит свое отражение в каком-нибудь одном внешнем признаке, но гораздо чаще такого совпадения нет, и или один внешний признак вызывается несколькими генами, или же несколько наружных особенностей зависят только от одного менделистического фактора. Ряд примеров того и другого рода мы очень скоро встретим в дальнейшем изложении. В этом отношении глубоко правильно говорит Баур: «Между наследственными единицами и внешними особенностями имеются такие же отношения, что и между молекулярным строением, химической формулой какого-нибудь вещества и его свойствами в роде удельного веса, запаха, цвета, вкуса и т. п.; как введением одного атома водорода в молекулу бензола мы изменяем не одно, а целый ряд его

[1] В этом отношении очень удачен немецкий термин для свойств, предложенный Бауром, именно «Erbeinheiten». Английские авторы называют их нередко просто единицами («units»).

свойств, так и одна и та же наследственная единица может обусловливать различные внешние особенности организма».

Таким образом свойство, наследственная единица или фактор есть та внутренняя сущность, которая находится в яйце или в живчике каждого организма в виде недоступного нашему наблюдению зачатка, или гена, и вызывает при развитии один или несколько внешних признаков взрослой формы. Перейдем, однако, к фактам, на которых мы можем проверить справедливость подобной точки зрения о составе организмов из свойств, при чем первоначально остановимся на опытах, касающихся **наследования окраски**, которое изучено наиболее подробно.

Мы уже разобрали выше один из подобных случаев, касающийся скрещивания серой и черной мыши и их альбиносов (рис. 37). Возьмем еще пример того же рода, касающийся скрещивания черных и серых мышей с мышами шоколадного цвета. [1]

Скрестив черную мышь с шоколадной, или бурой, как мы будем дальше ее называть, мы получим в первом поколении только черных мышей, во втором же произойдет обычное моногибридное расщепление и появятся как черные, так и бурые мыши в отношении 3 : 1. Очевидно, что черный и бурый цвет у мышей образуют собою пару аллеломорф, подобно многим другим, с которыми мы познакомились уже выше. Однако, мы знаем, что черный цвет образует пару и с серым (см. рис. 37), но является по отношению к нему рецессивным, тогда как по отношению к бурому он доминантен. Отсюда, если стоять на точке зрения гипотезы присутствия - отсутствия, приходится сделать вывод, что у черной мыши отсутствует фактор серого цвета G, придающий серым мышам их окраску, т.-е. что черная мышь есть gg, но зато у нее имеется другой фактор — черного цвета (обозначим его буквой C), при отсутствии которого возникает бурая или шоколадная окраска. Таким образом на языке букв серая мышь будет GG (или лучше AAGG, если учитывать фактор A, вызывающий окраску вообще, о чем мы говорили выше), черная мышь — ggCC (соответственно AAggCC), бурая мышь — cc (или AAcc). Однако эти обозначения еще не полные, и из них неясно, в каком отношении стоят друг к другу у мышей их серая и бурая окраска. Для решения этого вопроса необходимо выяснить, что произойдет при скрещивании серой и шоколадной мыши.

Этот опыт был проделан рядом исследователей, и при этом оказалось, что первое поколение гибридов между серой и бурой мышью имеет серый цвет. Во втором поколении появляются четыре рода различно окрашенных форм, именно серые, бурые, черные и желтые [2], при чем два последних сорта являются знакомыми уже нам новообразованиями при скрещивании. Отношение этих четырех родов мышей таково:

9 серых — 3 черных — 3 желтых — 1 бурая;

[1] Число цветовых рас мыши довольно велико, хотя они и разводятся только любителями. В Англии имеется даже общество мышеводства — «National mice club».

[2] При этом получается, собственно, не желтая окраска, а золотисто-коричневая, но для краткости мы называем ее просто желтой.

отсюда мы сразу можем заключить, что перед нами случай типичного дигибридного расщепления, и, значит, серая и бурая мыши отличаются друг от друга двумя парами признаков.

Предположим, что у бурой мыши нет не только фактора черного цвета (C), но и фактора серого цвета (G), которые, как мы знаем, отсутствуют у черных мышей, а что серая мышь имеет оба эти фактора, т. е. что она есть черная мышь, измененная от присутствия G в серый цвет.

В таком случае имеем:

P CCGG × ccgg
серая бурая

F_1 CcGg
серая

F_2 9 CG + 3 Cg + 3 cG + 1 cg
серые черные желтые бурая

Получается полное совпадение с результатом опыта, чем наше предположение вполне доказывается. Кроме того, выясняется, что у желтых мышей нет фактора черного цвета, но есть фактор G, и, действительно, это находит себе подтверждение в других опытах скрещивания.

Разбор этих наиболее простых случаев скрещивания различно окрашенных мышей позволяет нам сделать чрезвычайно важный вывод, что в образовании многих цветов участвует не один какой-нибудь, а несколько факторов. — В самом деле, у всех окрашенных мышей есть прежде всего особый фактор окраски вообще — A, которого нет только у альбиносов. Как показали исследования ряда авторов, если нет других факторов окраски, мышь под влиянием этого основного фактора приобретает желтый цвет. Однако у всех иначе окрашенных мышей (бурых, черных, серых) действие фактора A заглушается другими генами и становится незаметным. Другой пример: фактор черного цвета, который мы обозначили буквой C, присутствует и у черных и у серых мышей, однако у последних он подобным же образом заглушается или, как говорят, прикрывается фактором G, делающим животное серым.

Это явление не следует смешивать с доминированием, при котором, как мы знаем, один из членов аллеломорфы преобладает над другим. Так, окрашенная форма (AA) доминирует над альбиносом (aa), серая мышь, имеющая фактор G (GG), над черной, лишенной его (gg), и т. д. В тех же случаях, которые мы имеем сейчас в виду, один доминирующий фактор прикрывает действие другого, тоже доминирующего: фактор черного цвета C (его рецессив — бурая окраска) мешает проявиться действию фактора A (его рецессив — альбинизм), фактор серого цвета G мешает подобным же образом проявиться действию фактора C, имеющегося у всех серых мышей, и пр.

Это явление получило от Бэтсона название **эпистаза**, и фактор, который прикрывает или подавляет действие другого, называют обычно

эпистатическим, прикрываемый же или подавляемый — гипостатическим. Нередко последнее обозначается знаком >; таким образом у мышей C > A, G > C и т. д.

Благодаря явлению эпистаза наследование окраски у животных становится более сложным, раз в образовании каждого цвета могут участвовать сразу несколько различных генов, из которых один прикрывает другие. Однако, в то же время, знакомство с этим явлением позволяет скорее разобраться во взаимоотношениях различных факторов, которые выступают особенно ясно при явлениях расщепления, когда гипостатические факторы, освобождаясь от того задерживающего влияния, которое оказывал на них эпистатический фактор, проявляют свое действие обыкновенно в виде появления ряда новых форм, возникающих в результате скрещивания. — Познакомимся на каком-нибудь одном примере с системой всех генов окраски, вызывающих появление у данного животного различных цветовых рас.

Как мы уже отмечали, чрезвычайно много различно окрашенных рас имеется у обыкновенной мыши, при чем эти породы знакомы большею частью лишь немногим любителям. Удобства, представляемые разведением мышей по сравнению с разведением каких-либо других более крупных форм, заставили уже давно обратить внимание при изучении наследования окраски на это животное, и в настоящее время мы имеем ряд работ по данному вопросу, относящихся именно к мыши.

Первые обстоятельные исследования в этом направлении принадлежат Кэно (25); он же первый стал употреблять те буквенные обозначения для отдельных факторов (так называемые наследственные формулы), которые теперь общеприняты. Затем над тем же вопросом работали мисс Дерэм (34, 35), Плате (79, 82), Гагедурн (45), Литтль (62), Денн (33) и другие.

В дальнейшем мы будем следовать тем обозначениям для различных генов окраски мышей, которые были предложены в его книге Бауром (8) и приняты в одной из лучших работ по этому вопросу, принадлежащей Гагедурну (45).

Если мы начнем с общей родоначальницы всех различно окрашенных мышиных рас, с простой серой мыши, то, оказывается, окраска последней вызывается не менее как 11 наследственными свойствами, так что на языке буквенных символов эту форму можно обозначить как AABBCCDDEEFFGG HHiikkLL. Другие породы мышей произошли от этой серой формы мутационным путем или путем утери того или иного фактора или нескольких факторов, т.-е. благодаря переходу некоторых свойств в рецессивное состояние, или, гораздо реже, путем возникновения новых доминирующих особенностей. Путем скрещивания подобных цветных мышей с серыми мышами или друг с другом и удалось установить значение каждого из тех факторов окраски, которые присутствуют у серой мыши.

Некоторые из последних нам уже известны. Так, мы знаем, что фактор A вызывает окраску вообще, и все альбиносы не имеют его, т.-е. являются aa; само же по себе это свойство вызывает появление желтого

пигмента. Другой пигмент, присущий не только мыши, но и другим грызунам, именно темный, появляется под влиянием двух следующих факторов — B и C. Присутствие в гаметах только гена B (при отсутствии C, как, например, у мышей шоколадного цвета) вызывает бурую окраску; желтый цвет, вызываемый геном A, при этом прикрывается, так как фактор B эпистатичен по отношению к фактору A (B > A). Одновременное присутствие генов A, B и C (как у черных мышей) приводит к подавлению двух первых факторов последним (C > B, A), который, как мы знаем, вызывает более сильное развитие темного пигмента и черный цвет. Наконец, фактор G, о котором мы не раз упоминали выше, есть фактор серого цвета, и он эпистатичен по отношению ко всем предыдущим факторам, прикрывая их все (G > C, B, A).

Однако последний из перечисленных нами сейчас генов (именно G) нельзя ставить на одну доску с тремя другими. Первые являются факторами возбудителями, и под их влиянием развивается та или иная окраска или пигмент (желтый от A, бурый от B, черный от C), что же касается до гена G, то это фактор распределения, так как вызываемая им серая окраска происходит из-за того, что под влиянием этого гена темный пигмент отлагается в нижней части каждого волоса, а желтый в верхней. Таким образом, среди уже известных нам раньше различных факторов окраски приходится различать по способу их действия две различных группы.

Третьей подобной группой являются факторы интенсивности, к числу которых относятся у мышей D, E, F и H. Это название дано им из-за того, что присутствие их благоприятствует развитию того или иного из известных нам уже цветов (желтого, бурого, черного, серого), отсутствие же этих генов ослабляет эти цвета. Так, если у черной мыши (ABCDEFgHL) перейдет в рецессивное состояние фактор D, т.-е. если этот ген исчезнет из гамет совершенно, то вместо черной получится голубая мышь (ABCdEFgHL). При подобном же исчезновении гена E мы получим вместо черной лиловую мышь с красными глазами (ABCDeFgHL), при отсутствии фактора F — серебристо-черную (ABCDEfgHL), при отсутствии фактора H — блекло-черную (ABCDEFghL) и т. д. — Заметим, что иногда в подобных случаях не пишут всех букв, входящих в состав таких формул, а опускают большие, обозначающие присутствующие факторы, и оставляют лишь маленькие буквы, показывающие, каких факторов нет в гаметах. В этом случае желтая мышь будет bcg, бурая — cg, черная — g, лиловая — eg и т. д.

Факторы I и K отсутствуют у дикой серой мыши и свойственны немногим породам, возникшим, вероятно, уже в культуре. Из них один (I) обусловливает особую эпистатичную ко всем другим желтую окраску, другой (K) тоже своеобразную доминантную пятнистость. На этих двух факторах мы остановимся подробно дальше.

Последний фактор окраски у мышей, о котором мы еще не упоминали, есть фактор одноцветности L. При его отсутствии возникает частичный альбинизм, и у мыши среди общего окрашенного в тот или иной цвет фона

появляются белые пятна. Таковы, например, по своей окраске японские танцующие мыши, и их можно обозначить, как l.

При подобном обилии генов окраски становится вполне понятным и обилие цветовых рас у мышей. Благодаря постоянным скрещиваниям, практикуемым любителями, распадаются при расщеплении старые соединения генов и возникают новые, ведущие зачастую к появлению новых невиданных до того цветовых рас. Мы видели выше ряд примеров подобных «новообразований при скрещивании» и можем поэтому не останавливаться более подробно на этом явлении. Заметим, что появляющиеся при этом новые формы, вызываемые к жизни новыми соединениями генов, называются теперь часто «комбинациями», а самое явление—комбинативной изменчивостью. Рассмотрение последней не входит здесь в нашу задачи, но нельзя не отметить, что она имеет немаловажное значение в природе и играет большую роль у наших прирученных животных и возделываемых растений.[1]

Происхождение различно окрашенных рас у мышей (и у других домашних животных) можно себе также легко представить, допустив, что внезапно у какой-нибудь формы несколько генов окраски исчезли и представляемые ими свойства перешли в рецессивное состояние. Допустим, например, что подобным образом от какой-нибудь внутренней причины несколько мышей утеряли гены C, D, G и H и от них внезапно (как говорят, путем мутации) произошли блекло-серебристые мыши — cdgh. При скрещивании такой мутации с нормальной серой мышью в первом поколении будет доминировать наряд последней, т.-е. появятся формы строения CcDdGgHh, но в их потомстве произойдет сложное расщепление, и возникнет ряд новообразований от скрещивания, новых комбинаций, как мы можем их теперь назвать. Согласно изложенному выше, можно вполне уверенно предсказать, что при этом может возникнуть $2^4 = 16$ различных фенотипов (и $3^4 = 81$ различных генотипов), из которых большинство явятся совершенно новыми. Среди последних окажутся и бурые (cg), и черные (g), и голубые (dg) мыши, и мыши разных других цветов, и тот, кто сумеет выделить гомозиготные формы, может разводить их дальше в виде особых пород. В более редких случаях приходится допустить, что также внезапно, путем мутации, к уже существовавшим у дикой формы генам прибавился новый (в роде факторов I или K у мыши), и возникла новая доминирующая особенность. Таковы были, несомненно, пути, которыми и было получено все многообразие цветовых рас у мыши и у других домашних животных.

Чрезвычайно поучительно сравнить систему генов окраски у мыши с подобными же генами у других грызунов, из которых лучше других изучены в этом отношении, главным образом, благодаря исследованиям Кастля (11, 12), Баура (8) и Напа (73) кролики. Мы коснемся, впрочем, их факторов окраски лишь в самых общих чертах, только для сравнения с таковыми же мышей.

---

[1] Подробнее о комбинациях и их значении для эволюции см. цитированную в главе III мою книгу об изменчивости.

Общим для мышей и кроликов являются, повидимому, те факторы окраски, которые обозначены нами выше буквами A, B, C, D, G, H и K. Что касается до других факторов, найденных у мыши, то присутствие F и L у кроликов не доказано, а фактор интенсивности E и фактор эпистатической желтой окраски I присущи только мышам. Это видно из того, что при переходе фактора E в рецессивное состояние (у форм ee) появляются красные глаза при окрашенной шерсти, между тем у кроликов подобных форм неизвестно, как и чрезвычайно своеобразных форм, обладающих фактором I.

Вместо этого у последних имеется несколько своих, свойственных только им генов окраски, которые отсутствуют у мышей. Сюда относится фактор M, отсутствие которого вызывает развитие на одних местах тела темного, на других желтого пигмента («японские» кролики), фактор N, при отсутствии которого развивается характерная «русская» окраска (окрашенные пятна на ушах, носу и хвосте), фактор черно-огненного цвета и фактор серебристой окраски (O и P, как называет их Гагедурн), которые вызывают эти особенности уже своим доминантным, а не рецессивным состоянием, и другие.

Таким образом, формула дикого серого кролика имеет такой вид: AABBCCDDGGHHKKMMNNoopp........, откуда ясно, что одни из его цветовых рас произошли, как и у мышей, путем перехода в рецессивное состояние одних факторов, другие же путем прибавления к генам исходной формы новых доминантных генов.

Та же самая картина получается, если от кроликов мы обратимся к морским свинкам. Кольцов, пользующийся в своей работе о генетическом анализе их окраски (53) также обозначениями Баура и Гагедурна, дает для дикой одноцветной свинки агути такую формулу: $A_2B_2C_2D_2E_2F_2G_2H_2L_2M_2$, откуда видно, что одни факторы являются общими для морских свинок, кроликов и мышей, другие для свинок и мышей (E, F, L), третьи для свинок и кроликов (M). Имеются, наконец, у свинок и свойственные только им факторы окраски.[1]

Набросанная нами здесь краткая и неполная картина того, какими наследственными свойствами обусловливается многообразие окраски трех родственных друг другу видов домашних животных, достаточна для того, чтобы составить представление о тех перспективах, которые открываются при первом проникновении в эту интереснейшую область. Глубоко правильно в этом отношении замечание Герста: «биологическая проблема будущего должна заключаться не в выяснении происхождения видов, а в выяснении происхождения наследственных свойств» (47).

Что касается других домашних животных, то наследование окраски у них изучено менее подробно, чем у грызунов, а относительно многих из них имеются в этом отношении лишь отрывочные данные. Лучше других

[1] Изложенная здесь система факторов окраски у грызунов носит несколько упрощенный характер, так как в ней не принято во внимание наличие множественных аллеломорф, о чем подробнее мы будем говорить дальше.

изучены факторы окраски у лошадей, о которых ведутся особые родословные книги, но и относительно этой формы у нас нет еще такой подробной схемы генов окраски, как для мыши, свинки или кролика.[1] Из представителей беспозвоночных животных имеются довольно подробные данные о наследовании окраски у шелковичного червя (93 — 95) и особенно у мухи Drosophila (64, 67, 68).

Что касается факторов окраски в растительном царстве, то они тщательно изучены здесь у многих форм, при чем первое место среди них в этом отношении занимает львиный зев, Antirrhinum majus, про многообразие цветовых рас которого мы уже упоминали. До сих пор, благодаря исследованиям главным образом Баура (7 — 10), у этого растения обнаружено свыше 40 независимых друг от друга наследственных свойств окраски, при чем общая сумма различных наследственных свойств доходит здесь до 150.

Подробные сведения о некоторых из этих факторов окраски Antirrhinum читатель найдет в цитированной уже выше книге Баура о наследственности (8). Мы не будем перечислять их здесь всех, а отметим лишь, что среди них встречаются все те категории, с которыми мы уже познакомились у мышей. Сюда относятся прежде всего факторы-возбудители известных цветов (B — фактор окраски вообще и желтого цвета, F — фактор красного цвета), факторы распределения (например, D, от которого зависит красноватая окраска трубки венчика) и факторы интенсивности (A, L). Кроме того, у львиного зева встречается еще группа факторов, которых мы не видели у грызунов, а именно — **задерживающие факторы**.

Пример задерживающего фактора уже был у нас выше, когда мы говорили о доминировании комолости у рогатого скота. Таким же задерживающим фактором является у Antirrhinum фактор C: от его присутствия желтый цвет, вызванный геном B, переходит в цвет слоновой кости, желтовато-белый или кремовый. Другой подобный задерживающий фактор G, действуя на красную окраску, зависящую от факторов B и A, превращает ее в узорчатую, «picturatum», по выражению садоводов.

Здесь же будет уместным отметить, что все факторы окраски или строения, которые найдены до сих пор у львиного зева, грызунов и у других животных и растений, не являются чем-то окончательно установленным, далее не делимым и не разлагаемым на части. В некоторых случаях, вероятно, именно так и обстоит дело, но зато в других не исключена возможность, что та особенность, которую мы сводим теперь к одному фактору, вызывается на самом деле бо́льшим их числом. Не следует забывать, что **обнаружение каждого фактора, или гена, возможно лишь тогда, когда найдена раса, у которой он отсутствует.** Не будь альбиносов, мы ничего бы не знали об основном факторе окраски A у грызунов и таком же факторе B у Antirrhinum. Значение каждого фактора интенсивности становилось ясным лишь тогда, когда удавалось полу-

[1] Хорошей современной сводкой о факторах окраски у млекопитающих является работа Райта (98); довольно подробно разработан этот вопрос и в книге Кастля (16).

чить расу, для которой было характерно его отсутствие (хотя бы, например, голубых мышей или кроликов для фактора D у грызунов, розовых экземпляров львиного зева для фактора A у этого растения) и т. д.

Нередко какая-нибудь особенность считалась зависящей от одного наследственного фактора, но затем оказывалось, что в ее образовании участвуют два или более генов. Изображенное на рис. 29 скрещивание расы Antirrhinum, имеющей нормальные двугубые цветы, с более редкой расой, характеризующейся пелорическими, т.-е. радиальными цветами, говорит за то, что двугубое строение цветка вызывается одним фактором (E), отсутствующим у расы с пелорическими цветами. Однако впоследствии оказалось, что в образовании нормального двугубого цветка Antirrhinum участвует еще особый фактор (O), свойственный и многим пелорическим расам, но отсутствующий у некоторых львиных зевов, благодаря чему и было открыто в конце-концов его существование. — Другой пример: до последнего времени принималось, что фактор A у всех грызунов является не только основным фактором окраски, но и возбудителем желтого цвета. Однако недавно Бауру (8—1914) удалось разложить данное свойство у кроликов на два самостоятельных. Один из этих новых факторов — A — является основным фактором окраски, но никакого цвета волос не вызывает, а обусловливает лишь голубой цвет глаз. Другой новый фактор — X — является фактором-возбудителем желтой окраски. Следовательно, при отсутствии всех других факторов формы строения AAxx имеют белую шерсть и голубые глаза (белые венские кролики), а формы строения AAXX желтую шерсть и темные глаза.

В этом и состоит *относительность менделистического анализа*, о которой мы уже говорили выше. Некоторые видят в этом его слабую сторону, что, однако, едва ли правильно. Ведь соединение в понятие одного свойства того, что в действительности вызывается несколькими независимыми генами, и возможно лишь благодаря тому, что такое мнимое свойство или свойство высшего порядка менделирует совершенно так же, как и каждое из входящих в его состав настоящих элементарных свойств. А не все ли равно, как далеко удастся нам продвинуться в подобном процессе разложения кажущихся нам таковыми свойств на более элементарные свойства? Да и можно ли указать среди подлежащих нашему исследованию предметов что-нибудь действительно неделимое, неразлагаемое, раз делимы и разлагаемы даже атомы? Эти соображения позволяют нам не смущаться относительностью гибридологического анализа, которую все-таки не следует упускать из вида.

Остановимся еще, чтобы покончить с явлениями наследования окраски, на *белых формах*, встречающихся почти у всех прирученных животных и растений. Чаще всего белые формы являются альбиносами, лишенными совсем пигмента, что выражается не только в общей окраске тела, но и в цвете глаз, бывающих у них по той же причине красными. Мы знаем уже, что альбинизм вызывается выпадением особого гена окраски вообще, или так называемого основного фактора (A у грызунов, B у львиного зева), а остальные гены окраски (B, C, G и т. д. у грызунов, A, F и пр. у Antir-

*

rhinum) при этом остаются, но не могут проявить своего действия. Благодаря последнему, в смысле своего наследственного состава альбиносы (фенотип) могут быть очень различны, и их может быть столько же сортов, сколько имеется в данном случае различно окрашенных рас (это будут уже генотипически однородные альбиносы).

Таким образом, как это впервые было установлено Кэно (25), для возникновения каждой окраски необходимо участие по меньшей мере двух факторов: одного (так называемый фактор-возбудитель в роде B, C у грызунов), вызывающего основание, или хромоген данного цвета, и другого — играющего роль возбудителя, или активатора для этого основания, подобно активирующим ферментам, известным в физиологии (оксидаза, тирозиназа и т. д.). Последним и является тот фактор окраски вообще, которого не бывает у альбиносов. Этот фактор называют иногда, пользуясь выражением, принятым в бактериологии, к о м п л е м е н т о м (т.-е. дополнителем), и во многих работах вместо указанной нами выше для него буквы A он обозначается буквой C.

Таким образом, большинство белых форм является альбиносами строения aa (или cc). Однако возможен и другой случай альбинизма—не от отсутствия комплемента, а от отсутствия всех факторов-возбудителей окраски, при чем необходимым условием для этого более редкого случая является то, чтобы основной фактор не производил сам по себе никакого цвета или производил белый цвет, как это и бывает у некоторых форм.

Это явление впервые было открыто Бэтсоном и Пённеттом (5) у душистого горошка (Lathyrus odoratus), имеющего ряд различно окрашенных рас, носящих зачастую довольно странные названия (см. рис. 39: 1,2 — Эмилия Гендерсон, 7 — нарумяненная лэди, 8 — мисс Гент и т. д.). Скрестив два белых экземпляра первой расы, они получили в первом поколении только окрашенные горошки пурпурового цвета (рис. 39 — 3). Дальнейшее исследование этих растений путем скрещиваний выяснило, что здесь имело место смешение альбиносов двух различных типов, в результате которого и возникли только окрашенные формы.

Цвет горошков зависит от трех факторов: основного, или комплемента C, вызывающего окраску вообще, но не производящего какого-либо специального цвета, фактора красного цвета R и фактора B, превращающего красную окраску в пурпуровую. Под именем «Эмилии Гендерсон» соединяют горошки, как лишенные комплемента C, так и не имеющие фактора красной окраски R, т.-е. белые, за невозможностью развить этот основной цвет. В опытах Бэтсона и Пённетта произошло скрещивание двух подобных горошков:

P cRB × Crb
белый белый

F_1 CcRrBb
пурпуровый

F_2 27 CRB + 9 CRb + 9 CrB + 9 cRB + 3 Crb + 3 cRb + 3 crB + 1 crb.
пурпуровые красные белые.

В общем, во втором поколении получилось отношение: 27 пурпуровых — 9 красных — 28 белых, сводимое к нормальному отношению при тригибридном расщеплении. Разумеется, белые формы, как видно даже из нашей формулы, были отнюдь не однородны, и среди них наблюдались альбиносы обоих типов (12 C : 16 c).

Бэтсону (4) же удалось найти пример подобных двух типов альбинизма и в животном царстве, именно у кур.

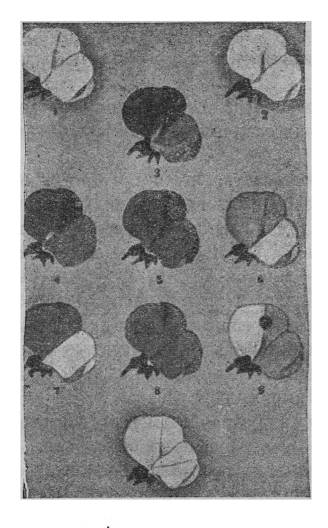


Рис. 39. Скрещивание двух белых душистых горошков, дающее в первом поколении окрашенные формы: 1 и 2 — P; 3 — F_1; 4 — 10 различные типы F_2. — Из Пённетта.

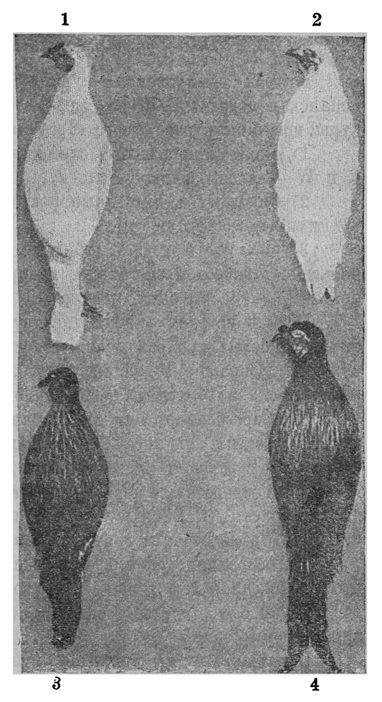


Рис. 40. Скрещивание двух белых кур (1 — обыкновенная курица, 2 — шелковистый петух), при котором в первом поколении получаются окрашенные формы (3,4). — Из Бэтсона.

Наш рис. 40, взятый из книги Бэтсона, изображает произведенное им скрещивание двух белых кур (петух — шелковистой породы, курица — обыкновенной белой), в результате которого их потомки оказались окрашенными. Бетсоном же было отмечено, что у кур встречается и доминантный белый цвет, при котором птица уже отнюдь не является альбиносом.

Более детальное выяснение факторов окраски у кур было произведено Дэвенпортом (30). Ему удалось установить их здесь пять, а именно:

C — основной фактор окраски (комплемент),
J — фактор окраски дикой курицы,
N — фактор черного цвета ($N > J$),
X — фактор светло-желтого цвета,
W — фактор белого цвета ($W > N, J$).

Отсюда обыкновенная курица будет CJnxw, черные куры (минорка, испанская порода) — CJNxw, желтые (кохинхины) — CjnXw. Наконец, белые куры могут быть различного строения, и при этом возможны три типа:

1) cJnxw или другого строения, но всегда с отсутствием факторов C и W — таковы шелковистые куры;

2) Cjnxw, т.-е. лишенные факторов различных цветов — таковы белые кохинхины;

3) CJNxW, т.-е. не альбиносы, а имеющие почти все гены окраски, но в гипостатическом состоянии, прикрытые эпистатическим фактором белого цвета W — таковы белые леггорны.

Исходя из этих формул, не трудно предсказать, что будет при скрещивании белых кур различного строения с окрашенными формами или друг с другом. Окрашенная форма будет всегда доминировать при скрещивании над курицей-альбиносом обоих типов (c и C), но цвет белых леггорнов, напротив, преобладает над любой окраской, так как $W > N, J$. — Если мы теперь скрестим альбиноса одного типа с альбиносом другого типа (cJnxw × Cjnxw), то подобно тому, что мы видели при скрещивании горошков расы «Эмилии Гендерсон», в первом поколении появятся только окрашенные куры дикой окраски (CcJjnnxxww), т.-е. получится «новообразование при скрещивании» и «возврат к типу предков», как выражались раньше.

На основании упомянутых исследований Баура мы можем сказать, что то же самое может быть и у кроликов, при чем один из белых кроликов должен быть «белым венским» строения AAxxbbcc, а другой простым альбиносом — aa.

В результате мы приходим к выводу, что белые формы могут быть трех сортов: альбиносы, у которых нет комплемента (наиболее частый случай), альбиносы, лишенные всех генов окраски кроме комплемента, и, наконец, доминантно-белые формы. Последние попадаются реже других: отметим, что кроме кур доминантно-белые особи (наравне с рецессивно-белыми) обнаружены Тойяма у шелковичного червя (94, 95). Доминантный характер носит и белая (серая) масть у лошади.

Разбирая факторы окраски, мы не раз имели дело со случаями, когда один и тот же внешний признак вызывается несколькими различными внутренними свойствами. Однако возможен и такой случай, что одна наружная особенность зависит от нескольких, но одинаковых, как говорят, *однозначных факторов*. Это явление открыто известным шведским исследователем Нильсоном-Эле (71) во время его многолетних опытов с различными

породами овса и пшеницы, и иногда данное им объяснение этого явления даже называют **принципом Нильсона-Эле.** [1]

Скрещивая различные породы овса, этот исследователь нашел, что черный цвет чешуй доминирует при этом над белым. Во втором поколении происходит расщепление на формы с черными и формы с белыми чешуями, но их отношение бывает различным: в одних случаях оно носит обычный для моногибридов характер (3 : 1), в других — растений с черными чешуями почему-то получается больше (15 : 1). Исследование следующих поколений этих помесей показало, что в последнем случае черный цвет овса зависит от двух факторов черного цвета: S_1 и S_2, вызывающих эту окраску каждый в отдельности и отсутствующих у овса с белыми чешуями. В самом деле, данное скрещивание оказывается в этом случае дигибридным:

P $S_1S_1S_2S_2 \times s_1s_1s_2s_2$
черный белый

F_1 $S_1s_1S_2s_2$
черный

F_2 $9S_1S_2 + 3S_1s_2 + 3s_1S_2 + 1s_1s_2$
черные белый

В результате отношение: 9 : 3 : 3 : 1 сокращается до отношения 15 : 1, которое и наблюдалось в этом случае.



Рис. 41. Расы овса, отличающиеся цветом чешуи. *a*—раса, лишенная обоих факторов черного цвета s_1s_2; *b*—раса, имеющая оба этих фактора S_1S_2; *c* и *d*—расы, имеющие по одному такому фактору S_1s_2 и s_1S_2.—По Нильсону-Эле из Баура.

В действительности окраска чешуй овса, имеющего оба фактора черного цвета, заметно темнее окраски их у тех растений, у которых имеется налицо только один из этих факторов (S_1 или S_2), так что последние являются как бы переходами к чисто-белому овсу (рис. 41).

Если мы зададимся теперь целью выяснить, как распределяются при расщеплении эти овсы по окраске своих чешуй, то обычная формула дигибридного расщепления не даст нам на это уже ответа. В самом деле, мы пишем в ней — $9S_1S_2$, но среди этой группы будут растения и с 4 однозначными факторами в зиготе ($S_1S_1S_2S_2$), и с 3 (например, $S_1S_1S_2s_2$), и с 2 (например, $S_1s_1S_2s_2$), окраска которых, конечно, несколько отличается друг

[1] Нельзя не отметить, что еще Мендель, разбирая в своей первой работе скрещивания фасоли, весьма близко подошел к формулировке этого принципа.

от друга. Очевидно, в случае однозначных факторов все дело не в таких формулах, а в числе подобных генов, попадающих в зиготу. Для выяснения этих чисел и их отношений друг к другу мы берем обычную решотку Пённетта для дигибридного скрещивания (стр. 78) и пишем в ней вместо символа AB — 2 (однозначных гена в гамете), вместо символа Ab или aB — 1, вместо символа ab — 0. Переписанная в таком виде решотка Пённетта приобретает следующий характер:

	2	1	1	0
2	4	3	3	2
1	3	2	2	1
1	3	2	2	1
0	2	1	1	0

Производя подсчет, получаем:

число генов в зиготе	4	3	2	1	0
число форм	1	4	6	4	1

Отсюда ясно, что типа каждой родительской формы оказывается лишь по одному растению из 16, а остальные 14 представляют собою переходы от одной исходной формы к другой.

Этот случай зависит от совокупного действия двух однозначных факторов, но последних у овсов и пшениц может быть и больше: три и даже четыре. — Действие трех факторов наблюдалось Нильсоном-Эле при скрещивании пшеницы с красными и пшеницы с белыми зернами. Красный цвет является доминирующим, а во втором поколении происходит расщепление, но отношение красных форм к белым оказывается различным и равно в одних случаях отношению 3 : 1, в других 15 : 1, в третьих 63 : 1. Это различие, как показали последующие исследования, зависит всецело от того, сколько пар однозначных факторов красного цвета было в данном случае — одна, две или три.

Возьмем наиболее сложный случай с участием трех пар факторов, при котором красная пшеница будет $R_1R_1R_2R_2R_3R_3$, белая же — $r_1r_1r_2r_2r_3r_3$. В первом поколении получаются красные же формы строения $R_1r_1R_2r_2R_3r_3$, а затем происходит обычное тригибридное расщепление по формуле:

$$27\,R_1R_2R_3 + 9\,R_1R_2r_3 + 9\,R_1r_2R_3 + 9\,r_1R_1R_3 + 3\,R_1r_2r_3 + 3\,r_1R_2r_3 + 3\,r_1r_2R_3 + 1\,r_1r_2r_3,$$

при чем одна белая пшеница приходится на 63 красных.

Однако и здесь, как и в случае с окраской чешуй у овса, красные пшеницы не оказываются все однотипными, а их окраска варьирует от темно-красного цвета до бледно-красного цвета в зависимости от числа факторов

этого цвета, присутствующих в обеих гаметах. Таких факторов в зиготе может быть от 6 до 1, при чем число форм, имеющих то или иное число генов, легко может быть подсчитано при помощи решотки Пённетта. Воспользовавшись схемой, изображенной для тригибридов на стр. 79, мы получим в результате такой ряд:

число генов в зиготе	6	5	4	3	2	1	0
число форм	1	6	15	20	16	6	1

Мы видим отсюда, что большинство форм второго поколения (50 из 64, т.-е. 78%) имеют от двух до четырех факторов красного цвета и в соответствии с этим развивают окраску, подобную окраске первого поколения ($R_1r_1R_2r_2R_3r_3$) и стоящую как бы посередине между темно-красной и белой окраской обеих исходных форм. Крайние формы (с 6, 5 генами и только с одним или совсем без одного гена) составляют меньшинство, и, не получив почему-нибудь их, мы легко можем совсем не заметить расщепления и даже принять, что здесь имела место не менделистическая, а постоянно-промежуточная наследственность, при которой нет расщепления, и характер F_1 передается без изменения следующим поколениям.

На эту сторону вопроса было обращено особое внимание Лангом, который, исходя из явления, открытого Нильсоном-Эле, предложил гипотезу для объяснения всех случаев, где описывалась не менделистическая, а подобная промежуточная наследственность (58, 59). Подробнее об явлениях последней мы будем говорить дальше, в главе IX, здесь же лишь отметим, что, по Лангу, случаи постоянно-промежуточной наследственности объясняются принципом Нильсона-Эле и сводимы к менделистической наследственности при допущении, что данные особенности вызываются рядом однозначных факторов.

Для явления однозначных факторов Ланг предлагает термин «полимерия», понимая под этим зависимость внешней особенности не от одного, а от нескольких самостоятельных генов. Если их два, как в разобранном выше случае овса с белыми и черными чешуями, нужно говорить о димерии, при трех однозначных факторах (случай красной и белой пшеницы) имеет место тримерия, при четырех — тетрамерия и т. д. Интересно распределение форм с тем или иным числом факторов при расщеплении, имеющем место в подобных случаях:

		10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	0
	число генов в зиготе	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	0
число форм при	димерии							1	4	6	4	1
	тримерии					1	6	15	20	15	6	1
	тетрамерии			1	8	28	56	70	56	28	8	1
	пентамерии	1	10	45	120	210	252	210	120	45	10	1

Как видно из этой небольшой таблички, расщепление в случае однозначных факторов следует той же законности, которая управляет распределением особей в вариационном ряду и известна под именем закона Кетлэ (стр. 47). При этом громадное большинство форм имеет среднее

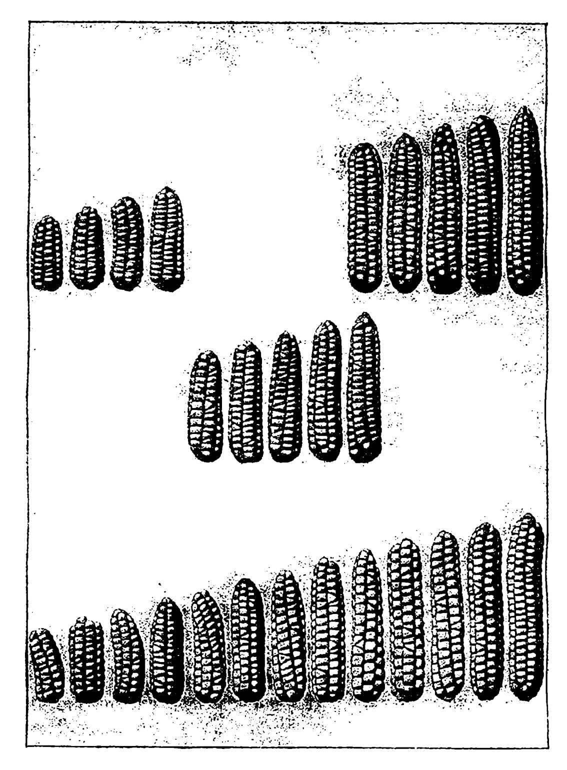


Рис. 42. Скрещивание двух рас кукурузы, отличающихся длиною початка. — По Исту из Баура (Wandtafeln).

число генов (2 — 4 при тримерии, 2 — 6 при тетрамерии), и эти формы носят, подобно F_1, промежуточный характер между обеими исходными формами. Чисто-доминантные и чисто-рецессивные формы с увеличением числа однозначных факторов становятся все реже и реже: одна подобная форма приходится на более чем 250 при тетрамерии, на более чем 1000 при пентамерии и т. д. Понятно, как легко не заметить при этом совсем расщепле-

ния и свести случай нескольких однозначных факторов к явлению постоянно-промежуточной наследственности.

Вслед за Нильсоном-Эле явление однозначных факторов, или полимерии, было обнаружено и другими исследователями. Сюда относятся прежде всего работы Иста над кукурузой (36, 37), из которых взят случай, изображенный на нашем рис. 42 и касающийся длины початка у этой формы. Первое поколение помеси между кукурузой с длинным и кукурузой с коротким початком промежуточное и варьирует между крайними величинами обеих исходных форм, во втором поколении происходит расщепление и появляется ряд различных форм (с коротким, средним и длинным початком), образующих один длинный ряд изменчивости.

Еще инструктивнее другой пример, касающийся числа рядов семян в початке кукурузы, которое у различных форм колеблется от 20 до 8. Опыты скрещивания показали, что эта особенность зависит от трех однозначных факторов, при чем, когда в зиготе нет из них ни одного, развивается 8 рядов семян, при одном факторе — 10 рядов, при двух — 12 и т. д. Предположим, мы скрещиваем форму, имеющую 20 рядов (и полный ассортимент этих факторов), и форму лишь с 8 рядами (лишенную последних). Обозначив эти гены буквами N_1, N_2, N_3, имеем:

P $$N_1N_1N_2N_2N_3N_3 \times n_1n_1n_2n_2n_3n_3$$

20 рядов 8 рядов

F₁ $$N_1n_1N_2n_2N_3n_3$$

14 рядов

F₂ $$27\,N_1N_2N_3 + 9\,N_1N_2n_3 + 9\,N_1n_2N_3 + 9\,n_1N_2N_3 + 9\,N_1n_2n_3 + 3\,n_1N_2n_3 + 3\,n_1n_2N_3 + 1\,n_1n_2n_3.$$

Согласно произведенному выше вычислению, распределение факторов при тримерии во втором поколении таково:

$$\begin{matrix} 6 & 5 & 4 & 3 & 2 & 1 & 0 \\ 1+ & 6+ & 15+ & 20+ & 15+ & 6+ & 1, \end{matrix}$$

откуда число растений с 20 рядами семян 1, с 18 — 6, с 16 — 15, с 14 — 20, с 12 — 15, с 10 — 6 и с 8 — 1. На этом примере мы видим, как много «новообразований при скрещивании» может возникнуть в каждом из подобных случаев.

Как видно из приведенных примеров, наиболее характерной стороной данного явления является резкое повышение изменчивости среди особей второго поколения помесей, которые превосходят в этом отношении и F_1 и следующие за ним поколения. Например, когда позже Ист произвел скрещивание двух рас табака с длинным и коротким венчиком (38), он наблюдал следующие отношения:

Длина венчика при скрещивании рас Nicotiana longiflora.

P	34 — 43 mm		88 — 100 mm.
F_1		55 — 70 mm	
F_2		52 — 88 mm	
F_3 от коротких F_2		43 — 64 mm	
F_3 от длинных F_2		61 — 91 mm	

В общем здесь изменчивость F_2 превосходила раза в два изменчивость F_1 и раза в полтора изменчивость F_3, вообще же здесь участвуют, по Исту, четыре пары однозначных факторов (случай тетрамерии).

К совершенно тождественным результатам пришли Таммес (90) и Иоганнсен (51), обнаружившие явление однозначных факторов — первая у льна, второй у фасоли. То же самое подтвердили Шулль у пастушьей сумки (87) и другие исследователи у ряда других растительных объектов.

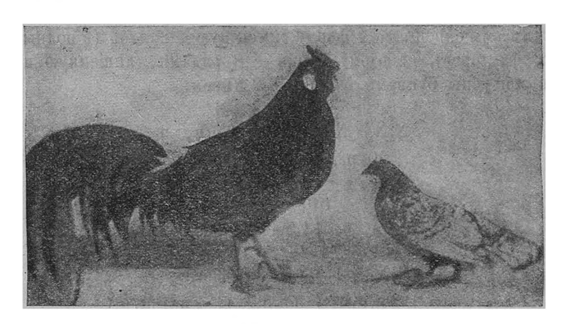


Рис. 43. Петух гамбургской породы и курица породы себрайт. Из Пённетта и Байли.

Что касается до представителей животного царства, то не может быть сомнений, что и у них полимерия имеет, вероятно, довольно широкое распространение, только здесь ее труднее обнаружить в виду трудности получить очень большое число форм, что так легко у растений. Однако в целом ряде случаев наличность многих однозначных факторов, вызывающих данное явление и в животном царстве, более чем вероятна, а в некоторых случаях это удалось установить и совершенно точно. Случаем этого рода является, например, наследование величины и веса у кур, согласно работе Пённетта и Байли (84).

По данным этих авторов, величина и вес у кур также вызываются несколькими однозначными факторами, которых здесь может быть до 4 пар. Если нет налицо ни одного из этих факторов, то возникает наименьшая из возможных величин, которой отвечает и соответствующий вес. Появление каждого из однозначных факторов повышает эту минимальную вели-

чину на ее известный процент, и в случае присутствия всех 8 факторов возникает наибольшая величина, относящаяся к наименьшей, как 292:100.

Наш рис. 43 изображает петуха гамбургской породы, имеющего три пары подобных факторов (AABBCCdd) и курицу породы себрайт, имеющую лишь одну такую пару (aabbccDD). Благодаря этому самец превосходит самку почти вдвое по своей величине и весу. — Первое поколение их гибридов имеет всего 4 подобных фактора (AaBbCcDd) и стоит по величине ближе к первой породе. Во втором поколении возникают самые различные по величине формы благодаря происходящему здесь тетрагибридному расщеплению (см. рис. 44).

Довольно сходные результаты Пённетт и Байли получили несколько позже (85) относительно наследования веса у кроликов, при чем и здесь

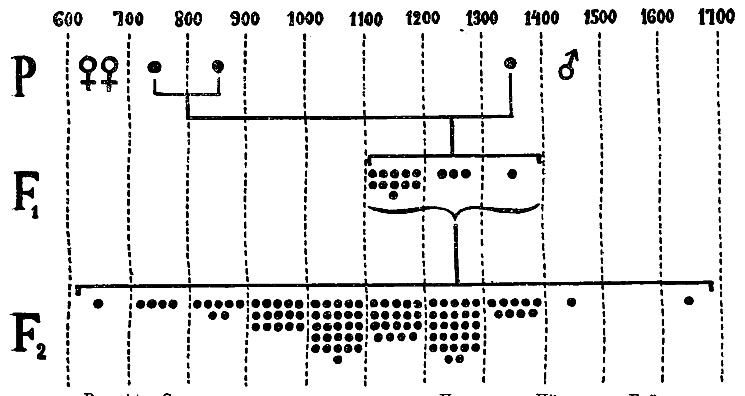


Рис. 44. Схема наследования веса у кур. — По данным Пённетта и Байли.

наличность нескольких однозначных факторов значительно повышает изменчивость этой особенности у представителей F_2 по сравнению с F_1. Так, потомство от кроликов одного около 3, другого около 9 фунтов имело вес около 6 фунтов, во втором же поколении веса колебались между 4 и 7 фунтами. Еще интереснее данные Моргана о скрещивании трубастых или павлиньих голубей с другими породами (66). Число рулевых перьев в хвосте у первых колеблется от 28 до 39, у всех остальных голубей равно 12. Первое поколение гибридов между ними довольно изменчиво, имея от 12 до 20 рулевых, во втором изменчивость еще более повышается (12 — 26), при чем Морган склонен думать, что лишние перья в хвосте у трубастого голубя обусловливаются присутствием 3 пар однозначных факторов, т.-е. что этот голубь является формой строения AABBCC, а обыкновенный голубь — aabbcc.

Казалось бы, этих данных вполне достаточно, чтобы признать принцип Нильсона-Эле стоящим вне всяких сомнений, однако против него до послед-

него времени раздавались отдельные голоса. Чрезвычайно несочувственно к этому учению относился, например, Кастль, с взглядами которого на промежуточную наследственность мы познакомимся несколько дальше (гл. IX). — Вопреки общепринятому представлению Кастль долго отстаивал взгляд, что гены не отличаются особенным постоянством, могут сами изменяться, выводом из чего являлось допущение известных количественных вариаций одного и того же фактора, отчего он может вызывать количественно различные эффекты (13). С особенной охотой Кастль ссылался при этом на пятнистую окраску кроликов или крыс, которая зависит, по его мнению, от одного единственного изменчивого фактора (напомним наши факторы K и L у грызунов).

Однако подобная точка зрения не нашла себе подтверждения, и, напротив, все изучившие специально пятнистые формы у грызунов приходят к заключению, что в образовании этого признака замешан не один, а целый ряд однозначных факторов пятнистости. К этому заключению пришли, например, Плате у мышей (82), Кольцов у морских свинок (53), да и сам Кастль должен был изменить в конце концов свой взгляд на пятнистых крыс (14) и признать, что и здесь дело идет отнюдь не об одном сильно изменчивом факторе (16). Словом, учение об однозначных факторах нельзя не признать обоснованным очень прочно.

В английской и немецкой литературе однозначные факторы нередко называются множественными (multiple factors), но этот термин едва ли удобен в виду возможности смешения его с понятием множественных аллеломорф (multiple allelomorphs), о которых мы уже упоминали выше, при рассмотрении теории присутствия-отсутствия. Это важное явление открыто сравнительно недавно, и мы должны на нем остановиться.

До сих пор мы имели дело лишь с такими свойствами, которые в смысле их наследования соединены в пары, или простые аллеломорфы. Однако еще Кэно (25 — 1907) подметил, что имеются такие факторы, которые относятся друг к другу, как члены одной аллеломорфы, хотя их не два, а несколько. Если перед нами, например, четверная аллеломорфа A — B — C — D, то A и B, A и C, A и D, B и C, B и D, C и D ведут себя, как члены простой пары, с доминированием одного над другим и последующим расщеплением в отношении 3:1. У гибридов никогда не бывает свыше двух подобных факторов, почему дигибридного расщепления здесь быть не может. Конечно, приложение гипотезы присутствия-отсутствия к случаям этого рода невозможно, чем доказывается, как мы говорили выше, ее ошибочность.

Приведем, однако, примеры подобных множественных аллеломорф. Изучаемая уже много лет Морганом и его учениками муха Drosophila melanogaster (см. дальше рис. 70), о которой мы не раз упоминали, имеет большое количество рас, отличающихся самыми различными особенностями, в том числе и цветом глаз. У дикой формы глаза красные, но при первых же опытах с этой формой были получены сперва белоглазая мутация, а затем и другая, у которой глаза были эозинового цвета (64). При скрещивании

этих форм друг с другом оказалось, что красный цвет доминирует над белым с последующим расщеплением в отношении 3:1, эозиновый цвет относится к белому совершенно так же, и в то же время красный доминирует над эозиновым тоже с последующим расщеплением в отношении 3:1. Здесь система обозначений доминирующего признака большой буквой, а рецессивного тою же малой уже не применима, ибо, если обозначить красный цвет буквою R, то r будет и эозиновый и белый. В виду этого приходится обозначать рецессивные члены этой сложной аллеломорфы малой буквой со значком: например, белый — как w, эозиновый — как w^e, или же еще более практичным является предложение Моргана (67) обозначать рецессивные признаки каждый особой малой буквой, а доминантный, свойственный исходной форме, — как N (нормальный) или T (типичный), или большой буквой, соответствующей малой для рецессивного признака, если дело идет только об этих двух свойствах. Впрочем, пока этот вопрос еще трудно признать достаточно разработанным.

Однако упомянутая множественная аллеломорфа дрозофилы оказалась при дальнейшем изучении еще более сложной. К эозиновому и белому цвету прибавились скоро вишневый, кровавый, коралловый и ряд других, так что эта аллеломорфа содержит в настоящее время 11 членов, т.-е. является одиннадцатерной (68), при чем ее компоненты обнаруживают друг к другу отношения, весьма напоминающие уже знакомый нам эпистаз и гипостаз, почему мы можем даже изобразить эти отношения так: $ch > e > w > i$..., т.-е. вишневый доминирует над эозиновым и последующими, эозиновый над белым, белый над цветом слоновой кости и пр.

У Drosophila melanogaster известны и другие, хотя не столь богатые членами, множественные аллеломорфы; в настоящее время их насчитывают до 17 (68). У прямокрылого Paratettix Набурсом (69) обнаружено около десятка различных типов окраски, образующих одну множественную аллеломорфу; найдены теперь такие множественные аллеломорфы и у других насекомых (у шелковичного червя, у жучка Bruchus).

Однако не только у этих мало затронутых в первое время развития менделизма форм, но и у наших самых обычнейших лабораторных животных, в роде хотя бы грызунов, имеются такие же множественные аллеломорфы, что во многом изменяет изложенную выше в более упрощенном виде систему генов их окраски.

Первая множественная аллеломорфа среди грызунов, как мы сказали уже, была найдена Кэно у мыши еще в 1907 году, хотя только 7 лет спустя Морган вполне ясно разобрался во всех этих отношениях (63). Дело идет при этом прежде всего о той паре факторов, которые мы обозначали выше, как G и g (серый цвет — черный цвет). Так как серая окраска грызунов, зависящая от фактора G, называется в английской литературе обычно «агути», то и эта аллеломорфа носит название аллеломорфы-агути и обозначается символом A. В ее состав кроме серого (A) и черного цвета (a) входят еще два типа окраски — серая с белизной на брюхе (A^l) и желтая (A^y), при чем последняя приписывалась раньше особому гену, обозна-

чавшемуся нами, как J. Порядок доминирования в этой аллеломорфе такой, что серая с белым брюхом (A^l) доминирует как над нормальной серой окраской, так и над черной, желтая же (A^y) доминирует над всеми ними, почему эти два новых члена и обозначаются большими буквами со значками.

Соответствующая аллеломорфа у кролика является тоже не простой, а тройной. В частности у кролика, как показали Кастль и Фиш (15), в ее состав входит кроме серой (A) и черной окраски (a) еще черно-огненный цвет (a^t), который раньше приписывался особому фактору O. Благодаря этому три прежних пары факторов у грызунов — G, J и O сводятся теперь в одну множественную аллеломорфу - агути A.

Следующая множественная аллеломорфа у грызунов касается нашей прежней пары A — a (окраска — альбинизм), при чем теперь обычно ее обозначают символом C. Еще из старых работ Кастля (11, 12) вытекало, что в эту же аллеломорфу у кроликов входит и фактор русской (гималайской) окраски, рассматривавшийся другими исследователями как член самостоятельной пары N — n. Справедливость именно первого взгляда была ясно показана Стёртевантом в 1913 году (89), при чем на этом примере он дал впервые ясное объяснение понятию множественных аллеломорф. Позже у кроликов было обнаружено и четвертое видоизменение этой аллеломорфы, выражающееся в своеобразной окраске глаз при окрашенной шерсти (у шиншиллового кролика). Таким образом, у кролика порядок генов в этой аллеломорфе такой: C (полная окраска) — c^{ch} (ослабленная окраска глаз) — c^h (частичный альбинизм или русская окраска) — c (альбинизм).

Еще богаче членами эта аллеломорфа у морской свинки и мыши. Для первой еще в 1915 году Райт (97) показал, что она является не двойной, а четверной, так как в нее кроме полной окраски (C) и альбинизма (c) входит ген, ослабляющий окраску тела (c^d), и ген, ослабляющий окраску глаз (c^r). Последний ген относился до того к самостоятельной паре, обозначенной нами, как E — e. Совершенно то же самое было доказано позже Детлефзеном (31) и Фельдманом (40) для мыши. Таким образом, прежние три пары факторов у грызунов — A, E и N — сводятся теперь в одну множественную аллеломорфу C.

Чтобы покончить с множественными аллеломорфами у грызунов, нам остается коснуться их третьей множественной аллеломорфы E. Как показали исследования Ибсена (49, 50), у свинок она встречается в виде трех состояний: при первом (E) наблюдается полное развитие темной окраски (черной или бурой) на всем теле, при втором (e^p) темная окраска развивается лишь частично, отчего получаются двухцветные, темнокрасные формы, наконец, при третьем, наиболее рецессивном (e), темная окраска вообще не развивается, и животное окрашено только в красный цвет. С точки зрения прежних обозначений, противоположность между E и e^p сводили к паре факторов M — m, а для объяснения появления форм типа e прибегали к допущению, что это состояние вызывается действием фактора A, когда нет основного гена темного цвета B.

У кроликов в состав той же аллеломорфы входит кроме трех подобных же членов (E — e) у японских двухцветных кроликов — e), как показали исследования Кастля (17), еще четвертый член, который доминирует над всеми остальными, почему он и обозначается большой буквой со значком — E^D). При наличии этого члена (для которого допускался тоже особый фактор Q) развивается черный цвет, доминирующий над серым (сибирский кролик).

Мы нарочно более подробно остановились на множественных аллеломорфах у грызунов, чтобы показать, как при их допущении уменьшается число принимавшихся раньше независимых пар факторов. В частности три разобранных нами множественных аллеломорфы A, C и E вполне охватывают принимавшиеся раньше простые аллеломорфы A, B, E, G, J, M, N, O и Q, т.-е. при этом число аллеломорф уменьшается в три раза. В общем в своей последней сводной работе по наследованию окраски у кролика и морской свинки Кастль (18) принимает всего 9 аллеломорф (простых и множественных) для первого и 10 для второй.

Найдены множественные аллеломорфы теперь и у растений—например, Бауром у Antirrhinum (8 — 1919), Нильсоном-Эле у пшеницы (72), Таммес у льна (91), Энгледоу у ячменя (39), рядом исследователей у кукурузы и т. д., так что это явление относится к числу самых распространенных у различных организмов.

Далее мы увидим, чем объясняется явление множественного аллеломорфизма с чисто цитологической точки зрения, здесь же отметим, что, согласно новой точке зрения Гольдшмидта, проводимой им в целом ряде работ (43), все члены одной множественной аллеломорфы являются не более как количественными изменениями одного и того же фактора: идея, весьма близкая к взглядам Кастля, о которых мы уже упоминали.

По мнению Гольдшмидта, наследственные факторы есть вообще не что иное, как энзимы или близкие к ним тела того же физикохимического характера. Подобно энзимам они ускоряют вызываемую ими специфическую реакцию пропорционально своему количеству, а выводом отсюда является признание присущей каждому фактору потенции, или валенции, которая является величиной изменчивой и по существу сводится именно к количеству данного фактора. Эта точка зрения неизбежно приводит нас к более общему вопросу о природе генов.

Выше мы видели уже, что Вейсманн указывал совершенно определенно на то вещество, которое, по его мнению, является носителем наследственных свойств, т.-е. представляет собою зародышевую плазму, считая, что последнее идентично с хроматином ядра половых клеток. Его биофоры, детерминанты, иды и иданты, вполне сравнимые с нашими современными генами и их более сложными комплексами, и являются совершенно определенными частицами хроматина вплоть до ясно различимых под микроскопом хромозом (см. рис. 2 и 3).

Эта чисто-морфологическая гипотеза о природе генов встретила со стороны многих биологов вполне сочувственное отношение, и мысль, что именно хроматин и является носителем наследственных свойств, защищается

в настоящее время большинством исследователей, иногда резко расходящихся с другими взглядами Вейсманна.

В последнее время Мевес (1908), а за ним некоторые другие авторы указали на особые клеточные образования, которые могут, наравне с хромозомами, претендовать на роль носителей гипотетических генов, именно на своеобразные зернистые нити в плазме, или митохондрии, открытые сравнительно недавно и прилежно изучаемые теперь гистологами. Однако эта теория, будучи очень важной с точки зрения дисциплины, изучающей клетку, — цитологии, представляет для учения о наследственности мало нового, так как идея Вейсманна о материальных представителях наследственных свойств в клетке остается при этом неизмененной, и лишь указывается на другие органоиды клетки, которые могут играть роль подобных представителей.

Однако эта чисто-морфологическая точка зрения на вопрос давно уже не удовлетворяла многих, и против нее высказывались отдельные голоса. Так, Гальтон остроумно сравнил клетки и их содержимое с почтовыми мешками для писем на почте, а изучающих их микроскопистов — с зеваками, заглядывающими с улицы в окна почтамта. Последние могут при этом сделать известные наблюдения над ходом работы в почтамте, но содержание писем остается для них совершенно недоступным: такую же, по его мнению, ценность представляют все теории об известных материальных носителях наследственности в клетках и т. д.

В последнее время в связи с успехами биохимии многие стали смотреть на природу генов иначе, считая их чисто-химическими образованиями, присущими клетками. Впервые на подобную возможность указал Бэтсон, по мнению которого наши гипотетические гены не что иное, как особого рода энзимы, выделяемые клеткой, но действующие дальше и без участия жизнедеятельности последней. Эту точку зрения поддерживали затем и многие другие исследователи, а Гагедурн развил даже целую стройную теорию о деятельности таких генов, как автокатализаторов (46). Очень сочувственно отнесся к последней идее и Иоганнсен (51), занимавший до того в этом вопросе очень осторожную, выжидательную позицию, хотя явно не сочувствовавший старой морфологической гипотезе носителей наследственных свойств.

Таким образом, взгляд Гольдшмидта не является чем-либо новым по существу; новой в нем является мысль о различной валентности подобных энзимоподобных образований, обусловливаемой различным количеством последних, но именно эту мысль трудно считать вполне доказанной. В главе VII мы познакомимся с теми данными, из которых исходит Гольдшмидт, но во всяком случае считать его идею приложимой ко всем категориям наследственных факторов и объяснять ею случаи множественных аллеломорф едва ли было бы правильно.

Впрочем, наличность этих более новых воззрений все же не дает нам никакого права отрицать старую морфологическую теорию о природе генов. Не далее как в следующей главе мы увидим, что хромозомы половых кле-

ток играют громадную роль в явлениях наследственности. Другой, конечно, вопрос, какова эта роль, и не слишком ли грубо представление особых материальных носителей наследственных свойств. Быть может, последние являются только ареной для разыгрывающихся здесь сложных химических процессов катализа и пр.? Все эти вопросы можно теперь только поставить, но не ответить на них.

Плате (79, 80) пытался связать старое и новое воззрение на природу наследственных факторов таким образом, что, по его мнению, в каждой простой аллеломорфе роцессивное состояние является первоначальным и обусловливается присутствием так называемого основного фактора G, а доминантное состояние происходит из рецессивного путем добавления к основному фактору особого «супплемента» S; основной фактор является живой частицей хромозомы, супплемент же есть энзим, действующий на эту материальную частицу и переводящий при этом рецессивное свойство в доминантное. Эта возможность является не менее гипотетической, чем все другие, и едва ли имеет особые преимущества перед другими воззрениями. Словом, пока наши представления о природе генов не идут дальше простых гипотез.

Мы рассмотрели последовательно те три законности (преобладания, расщепления и независимости признаков), к которым сводится открытие Менделя, а также лежащее в основе их всех учение о составе организмов из свойств.

Нам остается коснуться лишь гипотезы чистоты гамет, предложенной также Менделем; правда, она и до сих пор носит скромное название гипотезы, но мы имели уже случай убедиться, какие важные выводы и даже предсказания можно делать, исходя из нее, так что эта гипотеза стоит не ниже многих теорий.

Исключительно подходящим объектом для проверки этой гипотезы являются те случаи, где рядом с нормальным половым размножением существует и партеногенетическое. Например, у пчел матки и работницы получаются, как известно, из оплодотворенных яиц, а трутни из неоплодотворенных, являясь в силу этого как бы «персонифицированными гаметами». Еще Мендель занимался в силу этого скрещиваниями у пчел, но эта работа не была доведена им до конца, и только в 1915 году Ньюэлл опубликовал следующие интересные данные (70). Им было произведено скрещивание итальянской пчелы (Apis mellifera ligustica) с краинской (Apis mellifera carnica): в F_1 у работниц проявились лишь особенности A. ligustica, напротив, трутни были всегда чисто материнского типа, что же касается до F_2, то в нем среди трутней наблюдались в равном количестве оба исходных типа, как и должно было быть, раз матка F_1, как гибрид, имела равное количество гамет обоих типов.

Нельзя вообще не отметить, что, если оставить в стороне некоторые недостаточно выясненные случаи или просто отдельные указания, то у нас не останется совсем каких-либо примеров, говорящих против гипотезы чистоты гамет. Даже более того, многие случаи, которые первоначально

казались говорящими против этой гипотезы, при более внимательном рассмотрении оказались вполне согласными с ней и даже лишний раз подтверждающими ее. Мы остановимся из них здесь лишь на некоторых явлениях.

В некоторых, правда, более редких случаях моногибридного расщепления последнее иногда почему-то заметно уклоняется от типичного отношения 3:1. Так, Корренс (20) получил однажды при скрещивании двух сортов кукурузы (с крахмалом и с декстрином в эндосперме) вместо ожидаемого отношения 6693:2231 (75%:25%) другое — 7531:1393 (85%:15%), при чем здесь разность между ними значительно превышала среднюю ошибку. Однако контрольные опыты показали, что и в этом случае происходит нормальное моногибридное расщепление, но почему-то рецессивные формы менее жизнеспособны, чем доминантные, и последних получается больше, чем следовало бы. В другом случае, в опытах Дэрбишайра с мышами (26), танцующие мыши, являющиеся также рецессивными формами, получались (вероятно, опять-таки в силу их меньшей жизнеспособности) в меньшем против ожидаемого числе: в F_2 подобных форм наблюдалось не $^1/_4$, а не более $^1/_5$.

Однако при этом во время расщепления все же возникали все те группы особей, появления которых следовало ожидать, но одна из них только в меньшем против ожидаемого числе. Дальнейшее развитие подобных случаев представляет явление о т с у т с т в и я н е к о т о р ы х з и г о т, когда та или иная группа особей не появляется при расщеплении совсем, что и производит впечатление нарушения гипотезы чистоты гамет.

Впервые это явление было открыто Кэно у особой цветовой расы мышей, которая характеризуется желтым цветом, возникающим от присутствия особого гена, обозначаемого буквой У или J и эпистатичного по отношению ко всем разобранным нами выше факторам окраски серой мыши. Благодаря этому один сорт желтых мышей (формы, обладающие лишь фактором окраски вообще или комплементом и лишенные генов темных цветов — B и C) гипостатичен по отношению к мышам других цветов (бурым, черным, серым и пр.), желтые же мыши другого сорта, имеющие фактор J, эпистатичны над другими расами мышей.

Заметим, что, согласно более новым исследованиям, этот ген У входит в состав множественной аллеломорфы агути, о которой мы уже говорили выше, почему его и обозначают теперь чаще как A^y, при чем он доминирует (или, если угодно, эпистатичен) по отношению к ее другим членам — нормальной серой окраске, серой с белым брюхом и черной.

Однако желтые мыши второго рода или У-мыши интересны и еще в одном отношении: именно, как это выяснено Кэно (25), мисс Дерэм (34, 35) и другими, они являются всегда гетерозиготными и при скрещивании друг с другом расщепляются на желтых гетерозиготных же мышей и чистых, но не желтых мышей другого цвета. Последнее явление не может не показаться нам странным и нарушающим наше обычное представление о ходе моногибридного расщепления.

В самом деле, если желтая мышь гетерозиготна, то ее нужно обозначить как Уу. Отсюда имеем:

$$\frac{Уу \times Уу}{1УУ + 2Уу + 1уу},$$

т.-е. должно получаться втрое больше желтых мышей, чем не-желтых. В действительности же получается желтых мышей обыкновенно лишь вдвое больше других, и все они оказываются при взаимном скрещивании такими же гетерозиготными, как и их родители. Это говорит безусловно за то, что гомозиготные желтые У-мыши вообще не возникают: очевидно, зиготы подобного рода образуются, но оказываются совершенно нежизнеспособными и отмирают во время развития. И, действительно, Ибсену и Стейгледеру (48), а также Киркгэму (52) удалось установить это совершенно точно, путем исследования зародышей в матках у подобных желтых мышей. Таким образом, этот случай отнюдь не говорит против гипотезы чистоты гамет, как это может показаться сначала.

Кроме фактора У или J, у мышей имеется и еще один фактор окраски, отсутствующий у серых мышей, именно фактор доминантной пятнистости,

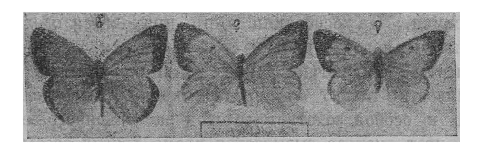


Рис. 45. Colias philodice: самец и две формы самок (желтая и белая). — Из Плате.

который выше был обозначен нами как К, а английские авторы обозначают его чаще символом W. Исследованиями Литтля (62), Денна (33) и японцев Со и Имаи (88) теперь тоже установлено, что подобные доминантно-пятнистые мыши всегда бывают гетерозиготными, а гомозиготных форм строения WW, как и чистых желтых мышей УУ, не образуется вовсе. В недавно появившейся работе Аберле (3) устанавливается, что гомозиготные доминантно-пятнистые мыши существуют в течение всего периода беременности, но поражаются еще в это время анемией, которая и убивает их или еще в утробе матери или в первые же дни после рождения.

Совершенно такое же явление наблюдал Джерульд (41) у северноамериканской бабочки-желтушки Colias philodice. У этой формы самец имеет типичную для рода Colias желтую окраску, самки же встречаются двух родов — желтые и белые (см. рис. 45). По Джерульду, при скрещивании самца с белой самкой в потомстве имеет место доминирование зависимости от пола: у самцов является преобладающим желтый цвет, у самок, напротив, белый. Обозначив желтый цвет буквой у, а белый — w и заключая

рецессивный признак в скобки, мы можем дать для различно окрашенных желтушек этого вида следующие формулы:

самцы (всегда желтые) — уу или у(w),
самки желтые — уу, белые — w(у).

Однако, чисто теоретически, здесь можно предположить существование еще одной группы форм, именно гомозиготных бабочек строения ww, которые должны иметь белый цвет у обоих полов. Подобные формы должны возникать при скрещивании гетерозиготного желтого самца с гетерозиготной же белой самкой.

♂у(w) × ♀ w(у)

1 уу + 2 уw + 1ww

♂♂ — 3 желтых — 1 белый

♀♀ — 1 желтая — 3 белых.

Тем не менее подобных форм совсем не получается, и вместо этих ожидаемых отношений наблюдаются другие: лишь желтые самцы и 1 желтая на 2 белых самки. На основании этого приходится сделать вывод, что формы строения ww, подобно чистым У и W-мышам, вообще не образуются и подобные зиготы отмирают на ранних стадиях развития.

Справедливость такого же предположения была доказана Бауром по отношению к особой золотисто-зеленой расе львиного зева Antirrhinum majus (7). Ее цвет листьев вызывается кроме других особым фактором У, который присутствует здесь всегда в гетерозиготном состоянии, а от подобных растений получаются лишь такие же золотистые гетерозиготные формы Уу и нормальные зеленые растения (УУ) в отношении 2 : 1. Согласно гипотезе чистоты гамет, здесь должна была бы возникнуть третья группа особей, именно формы строения уу, которые, очевидно, почему-то не образуются или рано исчезают. Исследование самых молодых ростков показало Бауру, что среди них имеется около одной четверти желтых форм, которые и являются, очевидно, этим уу, но они не в состоянии ассимилировать и через несколько дней отмирают.

Исследования Моргана и его школы над мухой Drosophila показали, что у ней имеется большое число особых летальных или смертельных факторов — l_1, l_2, l_3 и т. д., при чем две порции каждого из них у форм строения l_1l_1, l_2l_2 и т. п. убивают соответствующую зиготу, формы же строения LL и Ll жизнеспособны. Очевидно, такие же летальные факторы существуют у всех форм, где наблюдаются случаи полного отсутствия некоторых зигот, при чем нужно принять, что, например, у мышей фактор У или фактор W всегда наследуется вместе с соответствующим рецессивным летальным фактором (как говорится, сцеплен с ним), так что форма УУ является формой строения УУll, форма WW — формой строения WWll, что и делает их нежизнеспособными. Подобным же образом объясняется

отсутствие форм строения ww (= wwll) у Colias philodice и yy (= yyll) у Antirrhinum.

На этом явлении сцепления факторов мы остановимся более подробно несколько дальше, в главе VIII; сказанного же нами здесь о причинах, вызывающих явление отсутствия некоторых зигот, вполне достаточно, чтобы признать, что и оно отнюдь не противоречит гипотезе чистоты гамет. Таким образом, и эта гипотеза Менделя стоит по сие время столь же прочно, как и другие установленные им законности.

ГЛАВА VI.

Цитология наследственности.

Вопрос о роли ядра и протоплазмы.—Учение о хромозомах.—Теория индивидуальности хромозом. — Редукция хромозом. — Псевдоредукция и конъюгация. — Процессы редукции в растительном царстве. — Закон Менделя и хромозомы.

До сих пор мы говорили лишь о чисто внешней стороне явлений наследственной передачи различных особенностей, и понятие гена, с которым нам постоянно приходилось иметь дело, носило скорее чисто отвлеченный характер. Однако уже при разборе вопроса о природе генов мы должны были отметить, что материальным носителем последних является скорее всего хроматин половых клеток, как это давно уже было высказано Вейсманном в его умозрительной теории наследственности. Это обстоятельство заставляет нас остановиться теперь на вопросе — нельзя ли установить связь между известными уже нам явлениями менделистической наследственности и теми процессами, которые совершаются в половых клетках при их развитии. Для этого мы должны вкратце рассмотреть в этой главе данные особой дисциплины, носящей название цитологии наследственности, — тем более что без этих данных невозможно рассмотрение и некоторых еще не затронутых нами отделов учения о наследственности.

Цитология наследственности представляет собою специальный отдел более общей дисциплины — цитологии, или общего учения о клетке. Как известно, наиболее характерной чертой развития и морфологии и физиологии во второй половине XIX века является сведение как известных анатомических структур, так и общих жизненных процессов на структуры и процессы, свойственные клетке, что и придает цитологии особенно важное значение среди других биологических дисциплин. Благодаря тому же самому на известных отделах ее должно основываться и современное учение о наследственности. Только этих отделов цитологии мы и можем, конечно, коснуться здесь, да и то лишь в самых кратких и общих чертах, для более же подробного ознакомления с ними отсылаем читателя к другим источникам (12, 19, 25).

Мы говорили уже в главе I, что мысль о роли ядра, как носителя наследственных свойств организма, была впервые высказана на основании изучения процесса оплодотворения О. Гертвигом (10) и Страсбургером (20)

в 1884 году. К мысли этой сейчас же присоединился в своей теории наследственности Вейсманн, она была поддержана и другими исследователями, и так создалась теория наследственной монополии ядра, согласно которой при наследственной передаче все сводится к ядру, другие же органы клетки лишены в этом отношении какого-либо значения.

Против этой теории в девяностых и девятисотых годах был сделан ряд существенных возражений, основывающихся на данных, главным образом, механики развития. Опытами над изолированием частей дробящегося яйца, открытием в плазме яйца особых «органогенных областей», бастардированием крайне далеких друг от друга форм и т. п. было показано, что в процессе развития яйца плазме принадлежит довольно значительная роль, возможно, что даже не меньшая, чем роль ядра. Здесь мы не будем подробнее разбирать этих данных и отсылаем интересующегося ими читателя к прекрасной сводке Годлевского (8). В результате этого довольно долго длившегося спора о роли ядра и протоплазмы пришлось в конце концов принять, что наследственные свойства организмов передаются обеими главными частями их половых клеток, т.-е. как ядром, так и протоплазмой.

Казалось бы, раз это так, то для цитологии наследственности одинаково важны как данные о протоплазме, так и данные о ядре, однако при современном состоянии наших знаний подобное заключение было бы неправильным. Начать с того, что в ядре имеются специальные образования в виде хромозом, судьбу которых легко проследить во время процессов развития, протоплазма же лишена подобных удобных для наблюдения образований. Правда, как мы уже отмечали выше, в 1908 году Мевес выступил с теорией, что носителями наследственных свойств являются также и особые органоиды протоплазмы — хондриозомы, при чем как особенности ядра передаются через посредство его хромозом, так и наследственные особенности плазмы передаются через посредство ее хондриозом (14). Однако эта точка зрения не нашла себе подтверждения и против нее высказывается ряд авторитетных цитологов, которые видят в хондриозомах только своего рода центры для известных химических процессов, происходящих в клетке.

Еще более важным является следующее обстоятельство. Как показывают данные механики развития, плазме принадлежит чрезвычайно важная роль именно во время самых первых стадий развития, когда происходит закладка самых основных черт строения каждого организма (Годлевский даже вообще считает, что все развитие до конца гаструляции зависит исключительно от плазмы). Между тем эти основные черты строения организмов, обусловливающие их принадлежность к известному классу, отряду и т. д., не учитываются совсем современной генетикой, которая не поднимается выше видовых различий между организмами, а чаще даже имеет дело с особенностями внутривидового характера. Что же касается до последних особенностей, то все, что нам известно на этот счет, самым решительным образом говорит за то, что они связаны исключительно с ядром, и именно по отношению к ним теория наследственной монополии ядра сохраняет свою силу. Таким образом, чисто практически цитология наследственности

сводится теперь к изучению известных отношений в ядре, имено в его хромозомах.[1]

Как бы то ни было, в настоящий момент для цитологии наследственности представляет интерес отнюдь не протоплазма, а ядро, вернее даже его основной аппарат — хромозомы. Благодаря этому и нам в дальнейшем придется иметь дело лишь с учением о хромозомах. Напомним прежде всего некоторые основные вехи в развитии этого учения.

Как известно, около 50 лет тому назад работами Чистякова (1872), Шнейдера (1873), а, главным образом, Страсбургера (1875) и Бючли (1876) было открыто и тщательно прослежено непрямое деление клетки — кариокинез (Шлейхер—1878) или митоз (Флемминг—1882). Флеммингу же (7) принадлежит термин «хроматин» и разделение процесса митоза на 4 главных фазы: клубка, звезды, двойной звезды и двойного клубка, которые теперь однако чаще заменяются понятиями профазы, метафазы, анафазы и телофазы (рис 46). Термина «хромозома» в то время еще не существовало, и вместо этого говорили о «сегментах», на которые распадается хроматиновый клубок, или о «хроматиновых элементах». Столь важный для нас теперь термин «хромозомы» был предложен в его сводной работе Вальдейером только в 1888 году (24).

Рука об руку с изучением соматических митозов шло и изучение процесса оплодотворения, как в животном, так и в растительном царстве. Слияние семенного ядра с яйцевым впервые наблюдал у иглокожих О. Гертвиг (1876), а среди растений у лилейных Страсбургер (1884); именно на основании этих наблюдений оба они и развили одновременно в 1884 году взгляд на ядро, как на носителя наследственных свойств организма (10,20).

Однако при всех этих наблюдениях дело шло все еще об ядре, как об известной единице. Центр внимания с ядра, как целого, на его отдельные хромозомы был перенесен лишь после того, как появилась чрезвычайно важная для того времени работа Ван Бенедена (1). Последнему при изучении процесса оплодотворения у аскариды, имеющей очень малое число

[1] Развитая здесь точка зрения на роль ядра и протоплазмы всецело примыкает к воззрениям лиц, особенно много работавших по вопросам механики развития,—Бовери (3), Лёба (13) и Конклина (6). Особенно хорошо формулировал ее Бовери в следующих словах: «несомненно, через посредство протоплазмы передается целое полчище признаков, без которых не было бы совсем и данного организма... поэтому вместо неопределенных наименований ядра «носителем наследственности» или «наследственной массой» следовало бы точно формулировать, что именно следует приписать ему... в процессе наследования. Эту формулировку для ядра я могу дать в том смысле, что по крайней мере все существенные признаки особи и вида получают свое определение через хроматин яйцевого и семенного ядра» (3, S. 112—113). Чрезвычайно ясно развивает такие же взгляды и Лёб в своей книге «Организм как целое», которая недавно появилась на русском языке (13).

Однако существует и противоположный взгляд, сводящий все особенности организмов к ядру, в котором они представлены совершенно одинаковыми генами. Этот взгляд отстаивается, например, в их книгах о материальных основах наследственности Морганом (16) и Левицким (12).

хромозом — всего 4 в соматических клетках, удалось подметить, что хромозомы первого веретена деления в оплодотворенном яйце происходят на

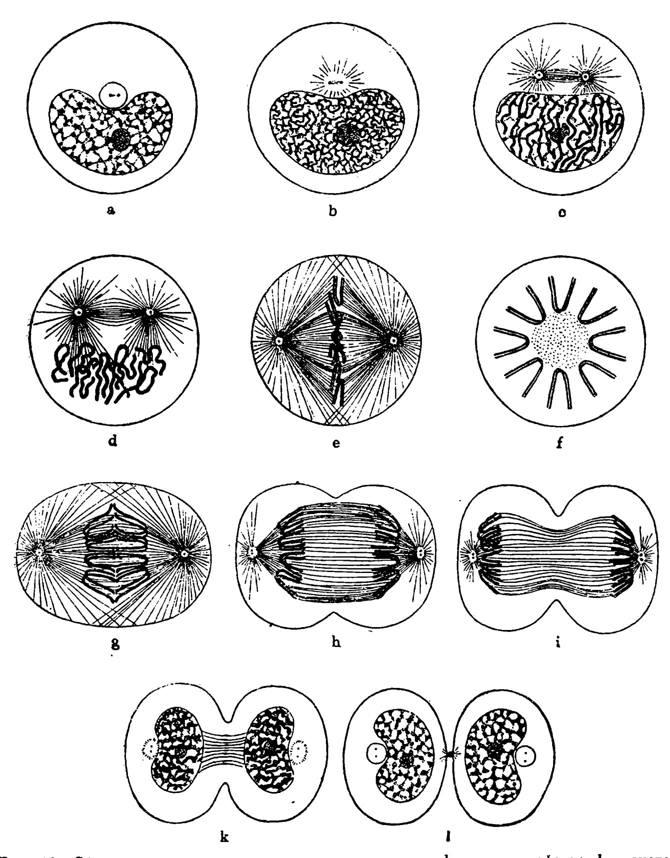


Рис. 46. Схема кариокинеза: *a* — покоящаяся клетка; *b* и *c* — профаза; *b* — густой, *c* — рыхлый клубок; *d* — переход от профазы к метафазе; *e* и *f* — метафаза; *e* — звезда со стороны экватора; *f* — звезда со стороны полюса; *g*, *h*, *i* — анафаза; *h* и *i* — двойная звезда; *k* — телофаза; *l* — покоящиеся дочерние клетки, связанные мостиком. — Из Максимова.

половину из семенного и на половину из яйцевого ядра, почему их можно называть также отцовскими и материнскими. Таким образом, при этом был открыт, во-первых, тот факт, что оба половых ядра имеют вдвое меньшее

количество хромозом против нормального (редукция хроматина) — что вскоре было подтверждено Страсбургером и другими исследователями, а, во-вторых, был поставлен вопрос о существовании хромозом, как особых постоянных отдельностей в клетке, т.-е. то, что теперь называют индивидуальностью хромозом.

Эта точка зрения на хромозомы была поддержана Раблем (17), главная же разработка ее, как и всего учения о хромозомах, принадлежит немецкому зоологу Теодору Бовери, опубликовавшему по этим вопросам целый ряд классических исследований: «Этюды о клетке» (2), «Данные о строении хроматинового вещества ядра» (3) и другие.

Уже с самых первых своих работ, вышедших в 1887 и 1888 гг., Бовери решительно высказался в пользу того, что «хроматиновые элементы являются самостоятельными индивидуумами, сохраняющими эту самостоятельность и в покоящемся ядре» (2—II). Таким образом, согласно этому взгляду, хотя хромозомы ясно видны лишь во время процесса деления клетки, но и в стадии покоя последней каждая хромозома отнюдь не исчезает, не распадается на отдельные зерна хроматина, как это принималось раньше, а сохраняет свою полную обособленность и самостоятельность и лишь становится почему-то незаметной, пока не начнется новый процесс деления. В этом и заключается сущность теории индивидуальности хромозом, исходя из которой Бовери даже определял клетку, как «симбиоз двух простых образований: хромозом и того, что теперь называется клеточным телом».

В пользу подобной индивидуальности хромозом говорят теперь очень многие факты, из которых мы остановимся здесь лишь на самых главных. Косвенным образом это доказывает, между прочим, и явление постоянства числа хромозом у каждого вида животных и растений, что было также установлено Бовери еще в 1890 году (2—III). Так, при всех делениях клеток тела одной расы аскариды (Ascaris megalocephala bivalens) наблюдается всегда 4 хромозомы, а у другой расы (Ascaris megalocephala univalens) по 2; у излюбленных гистологических объектов, имеющих особенно крупные хромозомы, — у лилии и саламандры — клетки тела заключают по 24 хромозомы; у гороха и душистого горошка их оказывается по 14, у кукурузы по 20; в клетках человеческого тела их бывает по 48 и т. д. В общем, как видно по этим примерам, число хромозом бывает обыкновенно невелико, хотя известны формы, у которых оно исчисляется сотнями.[1]

Одинаковое число хромозом, наблюдающееся во всех клетках тела любого организма, находит себе полное объяснение в том, что все эти клетки являются потомками оплодотворенного яйца, у которого имеется уже свойственное данному виду число хромозом. Это полное число хромозом составляется в оплодотворенном яйце из двух половинных чисел, которые, как

[1] В настоящее время имеются подробные каталоги числа хромозом — для растительных объектов Тишлера (1915), для животных Гарвей (1916, 1920). См. также хороший список главнейших случаев в последней большой сводке Вильсона (25).

показал еще Ван Бенеден, свойственны половым продуктам, — яйцу и живчику — до их соединения друг с другом. Таким образом, гаметы аскариды содержат по 2 хромозомы у расы bivalens и по 1 у расы univalens, у лилии и саламандры — по 12 хромозом вместо 24, у человека по 24 вместо 48 и т. д. Заметим, что, по предложению Страсбургера, теперь принято называть число хромозом в гаметах не половинным, а простым — иначе гаплоидным, число же их в клетках тела двойным, или диплоидным.

Другой чрезвычайно важный факт, свидетельствующий в пользу индивидуальности хромозом, — это их заметные отличия при достаточно больших увеличениях друг от друга в каждом полном наборе или, как принято выражаться, в каждом «гарнитуре» хромозом. Из бессчисленных примеров подобного рода мы приводим здесь только один, изображенный на рис. 47 и относящийся к водяному растению Najas major. При А мы видим здесь диплоидный набор из соматической клетки, и в нем ясно выступает разли-

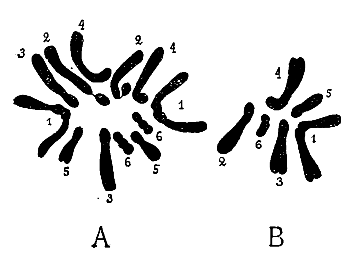


Рис. 47. Диплоидный (А) и гаплоидный (В) набор хромозом у Najas major. Хромозомы каждой пары обозначены особой цифрой. — По Черноярову из Левитского.

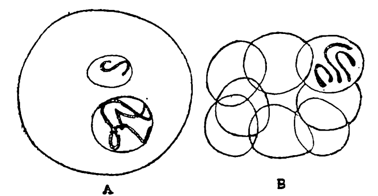


Рис. 48. Гибридное оплодотворение яйца аскариды. — По Герла из Гэккера.

чие между 6 парами хромозом, свойственных данному растению. При В изображен уже гаплоидный набор из мужской гаметы — пыльцевого зерна, и в нем видно тоже 6 подобных элементов, но каждый, конечно, в единственном числе. Различия между всеми этими хромозомами легко улавливаются во время деления различных клеток в теле Najas major, как это имеет место и у многих других форм.

Особенно ясно выступает индивидуальность хромозом в случаях скрещивания различных видов, когда обращалось внимание на цитологический характер получаемых гибридов. С подобными случаями мы еще встретимся, между прочим, в главе IX, здесь же упомянем лишь про один опыт подобного рода, относящийся к аскариде. Яйцо формы, относящейся к расе с 4 хромозомами (bivalens), было оплодотворено сперматозоидом представителя другой расы (univalens), у которой лишь 2 хромозомы, при чем оба половых продукта имели, конечно, перед оплодотворением, как всегда, лишь половинное число хромозом. В результате оплодотворенное яйцо получило 2 более длинных хромозомы от матери и 1 более короткую от отца (рис. 48 А), при чем тот же характер хромозом сохранился и во всех клетках дробления, происшедших из этого яйца (рис. 48 В).

Дальнейшим развитием теории индивидуальности хромозом является выдвинутая также Бовери гипотеза о качественном различии хромозом, согласно которой каждая хромозома не только есть самостоятельный индивидуум, но отличается по своему внутреннему наследственному составу от других хромозом, входящих в состав того же ядра. Это воззрение уже идет вразрез с прежним взглядом Вейсманна, предполагавшего, что в каждом иданте, т.-е. хромозоме, содержится полный комплекс зародышевой плазмы (см. рис. 3). Согласно же гипотезе Бовери одни хромозомы ядра переносят одни наследственные свойства, другие — совершенно иные.

Для проверки этой гипотезы Бовери поставил ряд специальных опытов с яйцами морского ежа, вызывая в них неправильное распределение хромозом в клетках дробления при помощи оплодотворения каждого из этих яиц не одним, а двумя сперматозоидами (4). Опыты эти отличаются значительной сложностью, почему мы и не будем входить в их детали, а отметим лишь, что опыты эти, хотя быть может и не доказали вполне гипотезу о качественном различии хромозом, но все же сделали ее чрезвычайно вероятной.

В главе VIII мы познакомимся с новыми данными учения о наследственности, которые дают этой гипотезе совершенно полное и окончательное подтверждение, почему теперь для доказательства справедливости этой мысли не требуется уже обращаться к сложным опытам Бовери, которые представляют больше историческое значение. Таким образом, отстаивавшаяся этим исследователем идея, что каждая хромозома является самостоятельным индивидуумом не только в смысле ее непрерывного существования в клетке и чисто внешнего вида, но и в смысле наследственного состава, может считаться совершенно доказанной.

От индивидуальности хромозом мы должны перейти теперь к тесно связанному с ней явлению редукции хромозом. Мы знаем уже, что зрелые половые клетки характеризуются простым или гаплоидным числом хромозом, а соматические клетки имеют уже двойное или диплоидное их число; спрашивается, каким образом совершается этот переход диплоидного числа при образовании гамет в свойственное им гаплоидное? При разборе этого вопроса мы будем иметь в виду сперва отношения, наблюдающиеся у животных, а затем остановимся на этих процессах и у представителей растительного царства.

Как известно, при развитии половых клеток в половых железах наблюдаются три периода: период размножения, период роста и период созревания, при чем сообразно с этим и в половых железах можно различать три отдела или зоны: зачатковую зону, зону роста и зону созревания. Наши рисунки 49 и 50 дают несколько схематизированные изображения этих отделов в половых железах низших ракообразных, где подобное разделение выступает довольно ясно. Заметим, что в семеннике за зоной созревания следует еще четвертая зона, где про-

исходит процесс сформирования сперматозоидов (рис. 49 — bz), но и этот процесс и данная зона не представляет для нас здесь интереса.

Зачатковая зона и в семеннике и в яичнике наполнена первичными половыми клетками, так называемыми сперматогониями или овогониями, которые содержат еще диплоидное число хромозом и размножаются обычным кариокинетическим путем, давая начало все новым

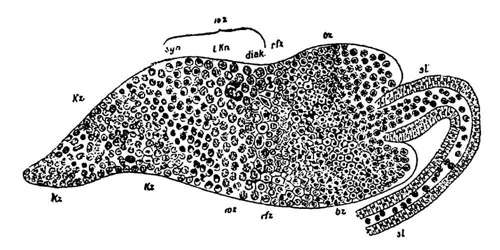


Рис. 49. Семенник рачка Heterocope: kz — зачатковая зона, wz — зона роста, syn — синапсис, diak — диакинез, rfz — зона созревания, bz — зона образования сперматозоидов, sl — семяпровод. Из Гэккера.

и новым поколениям этих клеток, откуда и название — период размножения. В зоне роста это размножение первичных половых клеток прекращается и они начинают заметно увеличиваться в размерах, при чем из каждой сперматогонии или овогонии в конце периода роста получается более крупный сперматоцит или овоцит. В зоне созре-

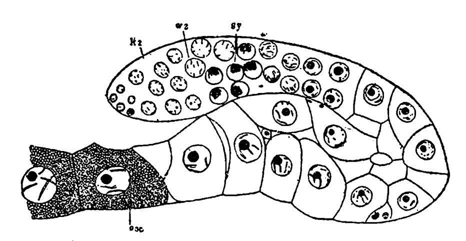


Рис. 50. Яичник рачка Canthocampus: kz — зачатковая зона, wz — зона роста, sy — синапсис, ooc — овоцит. — Из Гэккера.

вания (которая при развитии женских половых продуктов лежит уже вне яичника) происходит два быстро следующих друг за другом митоза, и именно во время этого периода созревания диплоидное число хромозом уменьшается вдвое и превращается в гаплоидное, т.-е. при этом и происходит редукция хроматина. Классическим объектом для изучения этого процесса является аскарида, у которой он был тщательно изучен Бовери (2), О. Гертвигом (11) и Брауэром (5).

Рис. 51 изображает два деления созревания при образовании сперматозоидов (сперматогенезе) у аскариды: мы видим, что образовавшийся в конце периода роста **сперматоцит I порядка** делится на два **сперматоцита II порядка** (A—C), а каждый из последних сейчас же без вступления в период покоя делится на две новых клетки — **сперматиды** (D—H), при чем из этих сперматид и получаются в образовательной зоне сперматозоиды. На рис. 52 мы видим то же самое при образовании яиц (овогенезе): **овоцит I порядка** отделяет от себя путем почкования первое направительное тельце, в которое переходит половина его хроматина

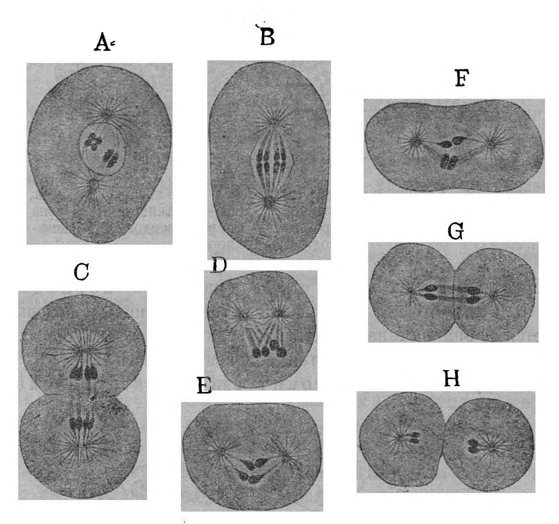


Рис. 51. Первое (A—C) и второе (D—H) деление созревания в семенных клетках Ascaris megalocephala bivalens. A — C сперматоцит I порядка, D — F сперматоцит II порядка, разделяющийся в G и H на две сперматиды. — По Брауэру из Коршельта и Гейдера.

(A—D), превращаясь сам в **овоцит II порядка**, который отделяет подобным же образом второе направительное тельце (E—J) и сам становится **зрелым яйцом**.

Наиболее интересно при этом то, что в обоих случаях перед началом редукционных делений мы видим в ядрах как сперматоцитов, так и овоцитов I порядка вместо четырех хромозом, которые наблюдаются при соматических митозах у аскариды, только две хромозомы, имеющие при этом вид чрезвычайно своеобразных четверок или **тетрад** (рис. 51 A, 52—A). При первом же делении созревания каждая четверка или тетрада делится пополам на две двойки или **диады**, которые характерны для спермато-

цитов и овоцитов II порядка (рис. 51—C, D, рис. 52 D—F). Наконец после второго деления созревания каждая сперматида или зрелое яйцо получает по одной половине каждой диады или четверти первоначальной тетрады (рис. 51—H, рис. 52—J).

Какой же смысл имеет образование тетрад и последующее разделение каждой из них на четыре части? Чтобы ответить на этот вопрос, необходимо выяснить, что представляют из себя тетрады, наблюдающиеся не только у аскариды, но и у ряда других форм. Первоначально тетраду склонны были приравнивать хромозоме, однако, вскоре Рюкерт (18) и Гэккер (9) на основании изучения овогенеза у ракообразных доказали, что тетрада является результатом слияния двух хромозом, которое происходит

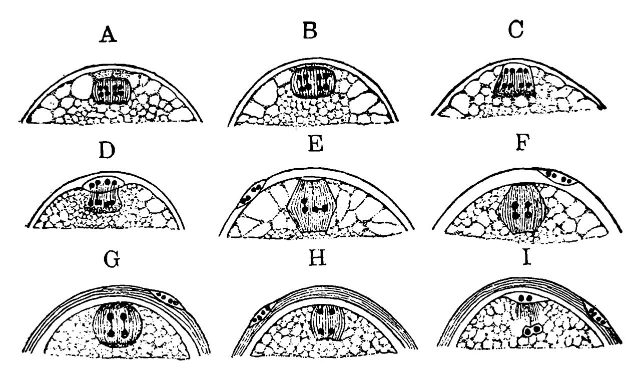


Рис. 52. Образование направительных телец у Ascaris megalocephala bivalens. A — D образование первого тельца; E, F — второе направительное веретено; G — J образование второго тельца. — По Бовери из Коршельта и Гейдера.

еще в зоне роста. Это наблюдение было подтверждено затем рядом авторов на самых различных объектах.

Раз это так, то во время двух следующих друг за другом делений созревания происходят два различных процесса: при одном делении тетрада разделяется на те две хромозомы, из которых она была составлена, при другом каждая из этих хромозом расщепляется пополам, как при любом соматическом митозе. Таким образом, одно из делений созревания является истинно *редукционным*, так как при этом число хромозом в клетке уменьшается вдвое, другое, напротив, носит нормальный для всякого деления характер, при нем хромозомы просто расщепляются пополам и это деление называют обычно *эквационным* (уравнительным).

Эквационное деление по существу ничем не отличается от соматических митозов. Напротив, при редукционном, или иначе — *гетеротипическом*, делении нет того самого главного момента, который так характерен для нормального кариокинеза, именно разделения каждой хромозомы

пополам, и вместо этого происходит расщепление каждой тетрады на составлявшие их хромозомы. Это различие хорошо видно на нашем рис. 53.

Вопрос о том, какое именно из делений созревания является редукционным и какое — эквационным, вызывал одно время много споров. В настоящее время все согласны в том, что у одних организмов для редукции может быть использовано первое деление, а у других второе. Если редукция происходит еще при первом делении, говорят о прэредукции, если при втором — о постредукции. Впрочем, эти детали, как и вопрос о связанной с этим структуре тетрад носит уже более специальный характер и не представляет для нас здесь большого интереса.

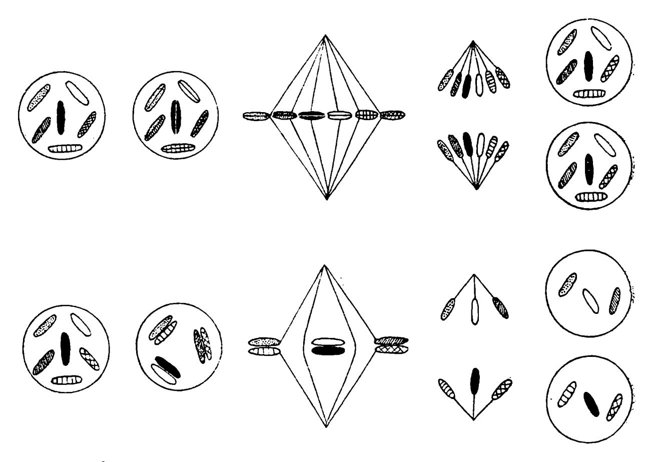


Рис. 53. Схема, показывающая различие между соматическим и гетеротипическим митозом. Верхний ряд — соматический митоз (эквационное деление), нижний ряд — гетеротипический митоз (редукционное деление). — Из Шарпа.

Однако установленное выше значение тетрад, как двойных или бивалентных хромозом, ставит на очередь новый вопрос: когда и как происходит это слияние хромозом попарно друг с другом — процесс, получивший от Рюккерта очень удачное название псевдоредукции, так как, действительно, уже при образовании тетрад число хроматиновых элементов подвергается кажущемуся уменьшению вдвое. Очевидно, псевдоредукция может совершаться только во время периода роста, что и заставило исследователей, раньше не обращавших на зону роста особенного внимания, подвергнуть ее обстоятельному изучению.

При этом оказалось, что в зоне роста клетки не только растут, но и в их ядрах совершается ряд очень важных процессов, которые и обусловливают собою в конце концов слияние хромозом попарно друг с другом —

их псевдоредукцию или конъюгацию, как тоже иногда называют это явление. Процессы эти отличаются большой сложностью, почему мы и разберем их здесь в самых общих чертах, отсылая читателя для более подробного ознакомления с ними к другим источникам, особенно к превосходным сводкам Шарпа (19) и Вильсона (25).

Наиболее заметное изменение в ядрах клеток, вступивших в зону роста, состоит в том, что весь ядерный остов собирается в один плотный клубок к одному пункту в стенке ядра, именно к тому, у которого лежит центрозома (см. рис. 49 и 50—sy). Эта стадия носит название синапсиса и, повидимому, в это время и происходит псевдоредукция хромозом, т.-е. их конъюгация друг с другом. Во всяком случае, когда этот процесс заканчивается, хромозомы уже оказываются принявшими вид более коротких и толстых бивалентных элементов или тетрад.

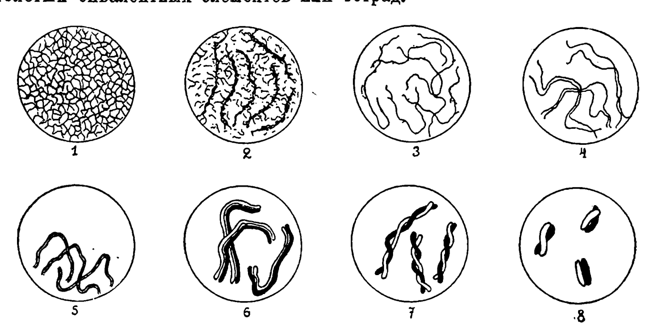


Рис. 54. Псевдоредукция хромозом: 1 — покоящееся ядро, 3 — лептонема, 4 — зигонема, 5 — синапсис, 6 — пахинема, 7 — стрепсинема, 8 — диакинез. — Из Шарпа.

Происходящие во время этих стадий изменения в ядре схематически изображены на рис. 54. Сперва из находившегося в стадии покоя ядра (1) начинают обособляться неправильно перепутанные тонкие нити (лептонема — 3), которые затем попарно сближаются друг с другом (зигонема — 4). Вслед за тем происходит описанное выше стягиванье всего остова ядра к одному пункту (синапсис—5) и после него две параллельные нити обращаются в одну толстую нить (пахинема—6), которая затем образует характерное перекручивание (стрепсинема—7). На последней стадии (диакинез—8) видны обыкновенно вместо этих нитей уже характерные тетрады.

Признав каждую из тонких нитей на стадии лептонемы отвечающей хромозоме, мы должны заключить, что они конъюгируют друг с другом своими сторонами, или, как говорится, здесь происходит параллельная конъюгация — парасиндез. Однако существует и противоположный вгляд — именно, что хромозомы конъюгируют своими концами — мета-

*

синдез. Различие между этими двумя способами конъюгации хромозом хорошо видно на рис. 55.

Мы не будем останавливаться здесь на далеко еще не закончившемся споре сторонников парасиндеза и метасиндеза. Заметим лишь, что первоначально за метасиндез говорило большее число наблюдений, но новые данные, добытые школой Моргана, о которых мы подробно будем говорить в главе VIII, более отвечают теории парасиндеза, которая за последнее время находит себе все более и более сторонников.

Для нас здесь эти детали не представляют особого интереса, но гораздо важнее другой вопрос: каково вообще значение псевдоредукции,

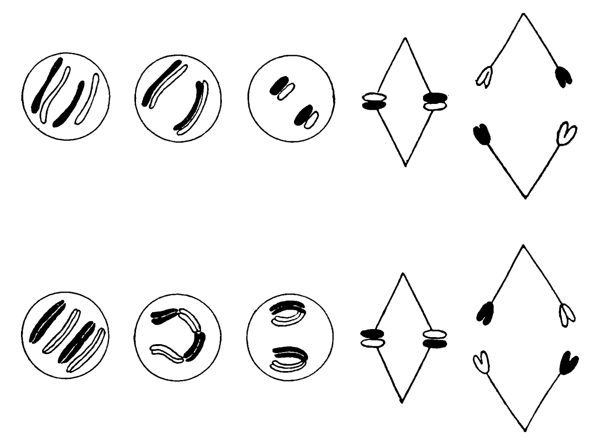


Рис. 55. Схема, показывающая различие в конъюгации хромозом по типу парасиндеза (верхний ряд) и метасиндеза (нижний ряд). — Из Шарпа.

для чего она происходит, раз за ней следует истинная редукция? На этот вопрос ответит гипотеза конъюгации Монтгомери, предложенная им еще в 1901 году (15).

Согласно последней, при конъюгации хромозом в зоне роста соединяются друг с другом аналогичные элементы, полученные данным организмом от матери и от отца. Мы знаем, что в каждом диплоидном ассортименте последних у взрослого организма имеется по две хромозомы каждого сорта (на рис. 47 они обозначены одинаковыми цифрами), из которых одна происходит от одного из родителей, другая от другого. Во время псевдоредукции подобные одинаковые элементы конъюгируют друг с другом, почему Монтгомери и считает псевдоредукцию самой последней стадией когда-то бывшего оплодотворения, давшего начало тому организму, который сам теперь приступает к образованию половых клеток. Быть может, подобная

конъюгация хромозом (подобно конъюгации простейших) приводит к омоложению клетки, а затем во время редукционного деления конъюгировавшие друг с другом хромозомы расходятся по различным клеткам.

Гипотеза Монтгомери нашла себе полное подтверждение в ряде других фактов и может считаться теперь вполне доказанной. Вместе с тем нам становится понятен и весь ход редукции хромозом. Посмотрим теперь, как совершаются эти процессы в растительном царстве, о котором мы до сих пор еще не говорили.

Внутренняя сторона процесса редукции, как показали исследования Страсбургера и ряда других авторов (22), носит у различных растений тот же характер, что и в животном царстве. Однако у высших растений дело несколько осложняется распространением у них правильной смены поколений, одно из которых, размножающееся спорами, носит название спорофита, другое, размножающееся половым путем, называется гаметофитом. У мхов гаметофит развит сильнее спорофита (представленного так называемым спорогоном или коробочкой), у папоротникообразных, напротив, спорофит (зеленый папоротник) развит сильнее, чем гаметофит (предросток). Наконец, у семенных наблюдается окончательное подавление гаметофита спорофитом.

Изучение хромозомальных отношений у этих поколений высших растений показало, что у бесполого поколения — спорофита — наблюдается всегда диплоидное число хромозом, а у полового поколения — гаметофита — гаплоидное. Благодаря этому редукция совершается здесь уже не при образовании половых клеток, а значительно раньше — при образовании тех спор, которые образуются у спорофита и дают начало гаметофиту (см. рис. 56 B). Основываясь на этих фактах, добытых у низших семенных растений и мхов прежде всего Овертоном (1893) и Фармером (1894), Страсбургер и установил теорию о смене гаплоидной и диплоидной генерации у всех организмов (21).

Не останавливаясь на явлениях редукции у водорослей и грибов, отметим лишь, что у некоторых низших водорослей (Spirogyra, десмидиевые, некоторые диатомовые) редукция наступает сейчас же после образования зиготы, так что диплоидная стадия здесь необыкновенно кратковременна (рис. 56 C). Эти отношения диаметрально противоположны тому, что наблюдается в животном царстве (рис. 56 A); и их нельзя не признать наиболее примитивными. По мнению Страсбургера весь процесс эволюции организмов сводился к вставке все новых и новых стадий между оплодотворением и редукцией, пока диплоидное (2n-) поколение не подавило совсем гаплоидного (n-) поколения, как это наблюдается у семенных растений и в животном царстве.

Изложенные здесь процессы редукции хромозом представляют, конечно, громадный интерес сами по себе. Однако для генетики они еще более важны в силу того, что, основываясь на них, можно легко дать закону Менделя чисто цитологическое объяснение, как это было сделано Сёттоном (23) и Бовери (3) еще в 1904 году. Раз можно считать окончательно доказанным, что хромозомы являются носителями наслед-

ственных свойств, посмотрим, как можно представить себе с этой точки зрения прежде всего моногибридное скрещивание.

Итак, примем, что взятый нами для опыта организм имеет во взрослом состоянии по 8 хромозом в клетках (гаплоидное число в этом случае

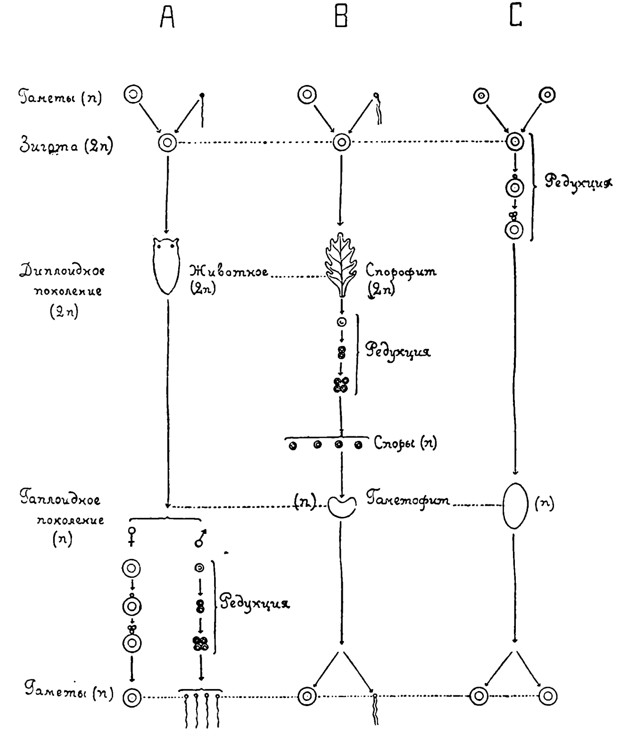


Рис. 56. Три известных типа редукции: A — гаметическая или терминальная, B — спорическая или промежуточная, C — зиготическая или начальная. — Из Вильсона.

равно 4) и что мы скрещиваем его черную и белую расу. Самка принадлежит к черной расе, самец к белой, при чем данный признак передается их половыми продуктами при помощи одной из четырех хромозом, обозначенной на нашем рисунке 57 черным и белым цветом (остальные — пунктированные на рисунке — хромозомы являются носителями одинаковых у обоих родителей других свойств). На том же рисунке 57 цифрой 1 обозначена

яйцевая клетка родительской формы с доминирующим признаком А (черный цвет), цифрой 2 — семенная клетка другого родителя с рецессивным признаком а (белый цвет), 3 — изображает оплодотворение яйца живчиком, 4—состав хромозом у получившегося гибрида Аа.

На следующем рис. 58 мы видим ход созревания половых продуктов у данного гибрида, о котором мы говорили уже выше, при чем а обозначает здесь конъюгацию парных хромозом в зоне роста, b—редукционное деление, в результате которого эти хромозомы распределяются по разным клеткам (с), которые еще раз делятся, уже эквационно, и в результате получается по четыре гаметы (d), две из которых имеют

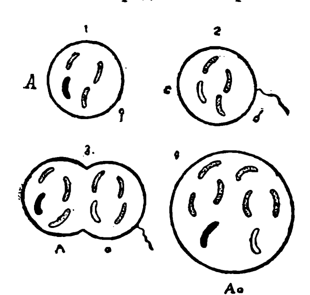


Рис. 57. Схема отношения хромозом при гибридизации. — Из Гольдшмидта.

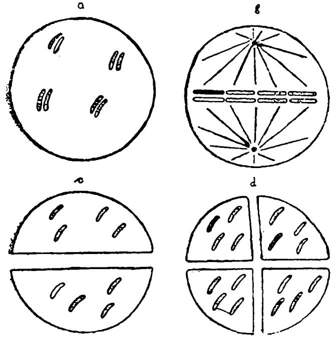


Рис. 58. Схема отношения хромозом при созревании половых клеток у гибрида Аа предыдущего рисунка. — Из Гольдшмидта.

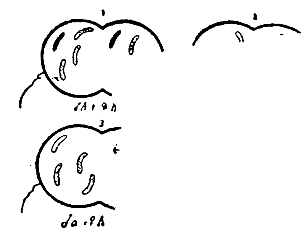


Рис. 59. Схе. бинаций соеди. шихся у гибрида

по 3 пунктированных и черной хромозоме и две по 3 пунктированных же и белой хромозоме. В результате гибрид, в полном согласии с гипотезой чистоты гамет, производит два сорта половых продуктов: один с доминирующей особенностью (черная хромозома), другой с рецессивной особенностью (белая хромозома). — Наконец, на рис. 59 изображены те четыре возможных комбинации соединения гамет у этого гибрида, которые вытекают и из цитологических данных и на основании наблюдений над расщеплением гибридов, почему и получается типичное моногибридное отношение

$$AA + 2Aa + aa.$$

Подобным же образом можно представить себе и ход ди- или тригибридного расщепления, приняв лишь, что в этих случаях замешана уже не

одна, а две или соответственно три пары хромозом, которые, распределяясь при редукции по различным клеткам, дадут уже не два, а больше (4 или 8) сортов различных гамет. В самом деле, если хотя бы у дигибрида обозначить эти две пары хромозом как A и a, B и b, то при расхождении конъюгировавших хромозом $\frac{A}{a}\frac{B}{b}$ возможно два случая их распределения при редукционном делении, именно $\frac{AB}{ab}$ и $\frac{Ab}{aB}$, откуда получаются 4 сорта гамет: AB — ab — Ab — aB, что допускается и гипотезой чистоты гамет. То же самое мы видим и на нашей схеме, изображенной на рис. 60.

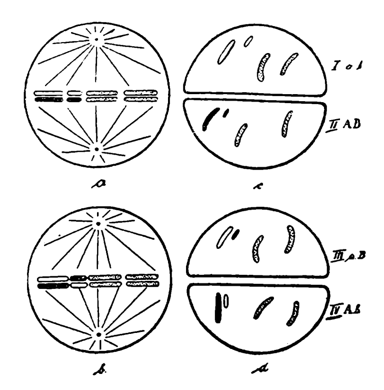


Рис. 60. Два возможных случая распределения хромозом у дигибрида (a и b), в результате которых получаются четыре сорта гамет (c и d). — Из Гольдшмидта.

Изложенные здесь данные настолько ясны, что связь между различными случаями менделистического расщепления и явлениями псевдоредукции и редукции хромозом не может возбуждать каких-либо сомнений. Недаром все это было установлено 20 лет тому назад, когда менделизм делал только первые шаги, и многое в сложных явлениях менделистической наследственности было еще не ясно.

Однако цитология наследственности не ограничивается только истолкованием явления расщепления, а проливает свет и на многие более сложные случаи наследственной передачи, которые без ее данных были бы совершенно непонятны. Сюда относятся вопросы об определении пола, о сцеплении факторов, о видовой гибридизации, которым, однако, мы должны посвятить специальные главы, так как при разрешении этих вопросов цитологическое исследование самым тесным образом переплетается с экспериментальным.

ГЛАВА VII.

Определение пола.

Отношение полов. — Время определения пола. — Гипотеза Р. Гертвига. — Половые хромозомы. — Исследования Корренса. — Случаи ограниченной полом наследственности. — Синтетическая теория определения пола Моргана и Гольдшмидта. — Открытие Бриджса. — Явления интерсексуальности. — Наследование через У-хромозому.

Под именем определения пола понимают теперь вопрос о причинах возникновения того или иного полового состояния, т.-е. о том, почему одна особь становится самцом, а другая самкой. Так как каждое из этих состояний относится несомненно к числу прирожденных свойств, то именно учение о наследственности должно разобраться в его причинах и выяснить механизм передачи обоих половых состояний от одного поколения к другому.

При этом необходимо отметить прежде всего, что было бы очень трудно, а главное, совершенно бесполезно перечислять все предлагавшиеся для разрешения этого вопроса гипотезы. Проблема определения пола с очень давних времен привлекала к себе внимание врачей, философов и натуралистов, и вот в силу этого еще сто лет тому назад французский писатель Дрелинкур, по словам Блуменбаха, насчитывал 262 гипотезы, пытавшиеся разрешить эту загадку. За девятнадцатый век число их еще более увеличилось, но лишь с начала двадцатого века вопрос этот вступил в ту стадию, когда началось его экспериментальное исследование. В настоящее время, благодаря дружной работе цитологов, с одной стороны, и экспериментаторов-менделистов, с другой, мы имеем ряд данных, освещающих эту проблему с разных сторон и, несомненно, приближающих нас к ее окончательному разрешению.

Первый вопрос, с которого мы начнем наше изложение, это вопрос о численном отношении полов. Оказывается, что у громадного большинства организмов оно весьма близко к отношению 1:1 и лишь незначительно отличается от него. Так, на 100 самок приходится следующее число самцов:

свинья	111,8	лошадь . . .	99,7
корова	107,3	баран	97,7
крыса	105,0	курица . . .	94,7
кролик	104,6	голубь	115,0

У человека это отношение в среднем равно 106, но иногда в зависимости от различных причин поднимается и выше, а иногда падает даже несколько ниже 100.

Встречаются, впрочем, и исключения из данного правила, когда число особей одного пола превосходит число особей другого пола в несколько раз (у кальмара, например, на 100 самок приходится только 16,6 самцов, а у морского чорта Lophius piscatorius — 385), но это уже исключения, а общим правилом является приблизительное равенство полов в смысле их численности.

Второй вопрос, на котором мы тоже должны остановиться, касается времени определения пола. В этом отношении, по крайней мере чисто логически, мыслимы три возможности — именно, что это явление или происходит во время эмбрионального развития зародыша, или совершается значительно раньше, в еще не соединившихся друг с другом половых продуктах, или, наконец, во время этого соединения, т.-е. оплодотворения. Теперь для каждой из этих возможностей существуют особые термины, предложенные впервые Гэккером: именно, определение пола в половых продуктах еще до оплодотворения называют прогамным, во время оплодотворения — сингамным, после оплодотворения, т.-е. во время зародышевого развития, — эпигамным.

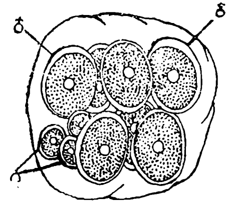


Рис. 61. Кокон Dinophilus apatris с женскими (♀) и мужскими (♂) яйцами. — По Коршельту из Шлейпа.

Если оставаться на почве наблюдающихся в животном и растительном царстве голых фактов, то среди них можно найти подходящие под каждую из этих трех возможностей. Так, закладка у зародыша органов другого пола, которые позже исчезают, появление при известных условиях (например, у старых или кастрированных экземпляров) вторичных признаков противоположного пола и т. п. явления говорят как будто в пользу эпигамного определения пола. С другой стороны, мы знаем, что у пчел, а также у других общественных перепончатокрылых вопрос о поле зародыша решается всецело оплодотворением, и неоплодотворенное яйцо дает здесь самца, а оплодотворенное самку, как это было установлено впервые еще в 1848 году Дзерзоном. В этих случаях имеет место типичное сингамное определение пола. Наконец, известны случаи явно прогамного определения пола, когда еще до оплодотворения имеются два различных по величине сорта яиц, при чем более крупные дают самок, а более мелкие — самцов. Это явление наблюдал впервые Коршельт у червя Dinophilus (рис. 61), затем оно было найдено у некоторых насекомых и у других форм.

Однако самое разнообразие этих явлений говорит за то, что вопрос этот гораздо сложнее, и одно установление времени возникновения того или иного полового состояния еще ничего не говорит о причинах этого явления. Несмотря на это, в прежних гипотезах определения пола обращалось много внимания на эту сторону вопроса, и особой симпатией пользовалась мысль

об эпигамном определении пола в зависимости от различных внешних условий. Этому отвечало широко распространенное среди заводчиков и до сих пор убеждение, будто условия прежде всего питания, а также некоторые другие могут заметно увеличивать в приплоде число самцов или самок. Кроме того, казалась чрезвычайно соблазнительной мысль, изучив эти условия, регулировать получение каждого пола по своему произволу, к чему стремились не только лица, разводящие животных, но нередко и врачи, имевшие в виду уже отношения у человека.

Всем этим спекуляциям о возможности по произволу изменять пол зародыша во время его развития был нанесен чувствительный удар чрезвычайно точными исследованиями Кэно (20), О. Шульце (70) и Страсбургера (74), которые совершенно не подтвердили этого явления. Первый экспериментировал с насекомыми, лягушками и крысами, О. Шульце с белыми мышами, Страсбургер с некоторыми растительными объектами. Последние ставились прежде всего в различные условия питания, затем при этом учитывались также и некоторые внутренние условия (возраст, сила родителей), но все полученные в этих опытах данные говорят против возможности эпигамного определения пола. Несмотря на различие во внешних и внутренних условиях, которым подвергались родители, отношение полов в их потомстве оставалось обычным, т.-е. количество самок и самцов, как всегда, было приблизительно равно друг другу. Отсюда приходится сделать вывод, что эпигамное определение пола чрезвычайно мало вероятно, и пол зародыша дифференцируется значительно раньше, т.-е. сингамно или даже прогамно.

Заметим, что к этому чрезвычайно важному заключению некоторые и теперь делают довольно существенные поправки. Так, Р. Гертвиг (41) признает, что пол определяется еще во время созревания живчика и яйца, благодаря чему и возникает нормальное отношение полов друг к другу, как 1:1. Однако во многих случаях это отношение довольно сильно нарушается под влиянием каких-то особых условий. Происходит это, по его мнению, благодаря тому, что кроме этого, так сказать, первичного определения пола до развития возможно переопределение его, вторичное изменение во время развития, под влиянием различных условий, т.-е. превращение однажды уже определенного пола в другой. Эта возможность не отрицается теперь и многими исследователями, стоящими на чисто цитологической или чисто менделистической точке зрения в вопросе о первичном определении пола. Однако здесь мы оставим вопрос о переопределении пола во время развития зародыша совершенно в стороне и будем иметь дело в дальнейшем лишь с первоначальным, т.-е. первичным определением его, имеющим ближайшее отношение к вопросам наследственности. Вопрос же об изменении ранее определенного пола в другой относится скорее к тому отделу физиологии, который трактует о связи между полом особи и ее вторичными половыми признаками, о влиянии половых клеток на соматические и соматических на половые и т. д.[1]

[1] В качестве наиболее современной сводки по вопросам физиологии пола можно указать на имеющуюся в русском переводе книгу Гольдшмидта (31).

Итак, все говорит за то, что первичное определение пола совершается сингамно или прогамно, т.-е. во время оплодотворения или во время процессов созрения половых клеток. Уже одно это обстоятельство показывает, что при разрешении этой проблемы должны быть прежде всего учтены данные цитологии, на важность которых для этого вопроса было указано уже выше. Впервые на этот путь вступил Р. Гертвиг, предложивший первую гипотезу определения пола, стоящую более или менее на цитологической основе (39, 40).

В этой гипотезе Р. Гертвиг исходит из установленного им перед тем понятия «отношения ядра к плазме» (Kernplasmarelation). Это отношение играет, повидимому, важную роль в жизни клетки, при чем с этой точки зрения яйцо и живчик являются полными антиподами: в первом из этих половых продуктов указанное отношение нарушено в пользу плазмы, в сперматозоиде же, наоборот, в пользу ядра. В последнем, по мнению Р. Гертвига, и заключается единственный признак, общий для всех случаев половой дифференцировки: яйцо, более бедное хроматином, должно давать самку, из яйца же, более богатого этим веществом, должен возникать самец. Выразив это на языке букв, можно сказать, что $\frac{K}{P} = ♀$ и $\frac{K+k}{P} = ♂$, где K и P обозначают количества ядра и плазмы.

Когда же и под влиянием каких условий происходит в яйце с этой точки зрения определение пола? Очевидно, что здесь могут наблюдаться самые разнообразные отношения. У одних форм (в частности у тех, которые, как Dinophilus, имеют «мужские» и «женские» яйца разной величины) различие в содержании хроматина в различных яйцах так велико, что определение пола происходит еще прогамно и оплодотворение уже ничего не может при этом изменить. В других случаях (в частности, например, у общественных перепончатокрылых) вопрос решается оплодотворением, т.-е. имеет место сингамное определение пола. Самцы возникают при этом из неоплодотворенных яиц, но это, с точки зрения Гертвига, объясняется тем, что при партеногенетическом развитии яйцо сильно увеличивает количество своего хроматина на счет плазмы. Дальнейшим выводом из этих соображений является то, что определяют пол все те причины, которые изменяют взаимоотношение ядра и плазмы. К числу последних относится оплодотворение, температурные условия, степень зрелости самого яйца и т. п.

В своих собственных опытах над лягушками Р. Гертвиг занялся выяснением значения именно последнего фактора, т.-е. влияния на пол потомства зрелости яйца. В результате он пришел к заключению, что как недозрелые, так и перезрелые яйца дают, главным образом, самцов, т.-е., что в середине икрометания имеется optimum для произведения женского пола, а в начале и в конце его — для мужского пола.[1]

[1] Нечто подобное высказывал еще в 1863 году швейцарский исследователь Тюри, почему это правило и называют теперь иногда правилом Тюри-Гертвига.

Не входя здесь в подробное описание опытов Р. Гертвига, приведем лишь результаты некоторых из них, на которых подмеченная им законность выступает наиболее ясно. Опытов с недозрелыми яйцами было поставлено очень мало, так как здесь имелись некоторые технические трудности; однако, в одном из подобных опытов, доведенном до конца, из 40 полученных лягушек все оказались самцами. — Что касается до оплодотворения перезрелых яиц, то в более удачных сериях удалось наблюдать следующие результаты:

степень перезрелости яйца	число полученных	
	♂♂	♀♀
54 ч.	48	7
64 ч.	129	17
72 ч.	97	0

Эти данные Р. Гертвига были подтверждены также Кушакевичем (47); при оплодотворении нормальных яиц он получил 53% самцов, при оплодотворении яиц, перезрелых на 89 часов, последних было 100 %.

Как же, однако, согласовать эти данные с отношением ядра к плазме? По мнению Р. Гертвига, с этой точки зрения мужскую тенденцию у незрелых яиц нужно ожидать уже a priori, а в перезрелых яйцах она возникает благодаря тому, что в это время яйцо начинает уже подготовляться к партеногенетическому развитию и увеличивает количество своего хроматина на счет плазмы. Благодаря этому отношение ядра к плазме в женских яйцах из $\frac{K}{P}$ становится $\frac{K+k}{P}$, в мужских из $\frac{K+k}{P}$ становится $\frac{K+2k}{P}$, почему и те и другие и производят теперь лишь самцов.

Нельзя не отметить, что изложенная здесь гипотеза Р. Гертвига, которую и автор ее никогда не считал исчерпывающей вопрос, имеет ряд слабых пунктов. Согласно последней, партеногенетические яйца должны давать самцов: мы знаем, однако, очень много случаев, когда из них получаются только самки. Вторым пунктом, также сильно противоречащим воззрениям Р. Гертвига, является тот факт, что у многих форм, как мы сейчас увидим, именно самка имеет лишнюю по сравнению с самцом (так называемую половую) хромозому, и из яйца, более богатого хроматином, возникает самка, а не самец. Наконец, обьект Р. Гертвига — лягушка — обнаруживает довольно большую наклонность к гермафродитизму, что едва ли удобно для выяснения на ней проблемы определения пола. Позже, как отмечено уже выше, сам Р. Гертвиг не отрицал того, что первичное определение пола происходит путем известных цитологических процессов во время созревания половых продуктов, и допускал лишь возможность переопределения пола путем переобразования хроматина во время развития (41), но эта возможность нас здесь уже не интересует.

Гораздо более удачной оказалась другая цитологическая теория определения пола, подготовленная исследованиями ряда американских цитологов и связанная, главным образом, с именем Вильсона.

Еще в начале девяностых годов Генкинг подметил, что у одного из клопов (Pyrrhocoris apterus) образуется два сорта сперматозоидов (вернее сперматид) с 11 и с 12 хромозомами. Десять лет спустя этот интересный факт был подтвержен несколькими американскими цитологами (Монтгомери, Мэк Кленг, Сеттон, Стивенс и др.[1]) у различных насекомых, при чем непарная хромозома самца, попадающая только в один сорт сперматозоидов, получила название «добавочной хромозомы».

Мэк Кленг впервые высказал взгляд, что этот элемент, присущий лишь половине сперматозоидов, правильнее всего поставить в связь с определением пола (51). Действительно, из всех особенностей у различных видов только каждое половое состояние присуще приблизительно половине всех особей, так что легче всего представить себе дело таким образом, что,

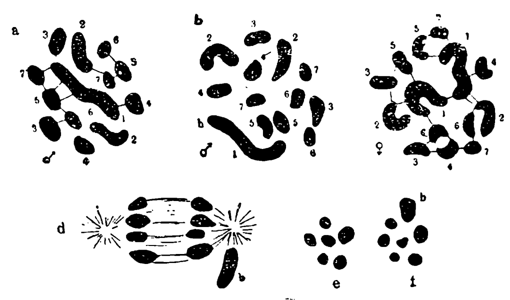


Рис. 62. Двойные гарнитуры хромозом у клопа Protenor belfragei: a и b — в сперматогониях с одной гетерохромозомой (1); c — в овогониях с двумя гетерохромозомами; d — второе деление созревания в сперматоцитах; e и f — получающиеся при этом дочерние группы хромозом (вид с полюса веретена); h — гетерохромозома. — По Вильсону из Гэккера.

если яйцо оплодотворяется сперматозоидом с добавочной хромозомой, из него возникает самец, при оплодотворении же яйца живчиком, лишенным этого элемента, получается самка. Таким образом, согласно этой гипотезе, у самца должно быть на одну хромозому больше, чем у самки, откуда и название для этого непарного элемента — «добавочная хромозома».

В совершенно новую стадию этот вопрос вступил с 1905 года, когда начали появляться одна за другой работы по этому вопросу известного американского цитолога Вильсона (82—84). Благодаря этим работам, а отчасти появившимся одновременно с ними исследованиям мисс Стивенс (73), связь между хромозомами и определением пола была выяснена более точно.

Вильсон установил прежде всего, что в тех случаях, когда при сперматогенезе наблюдается «добавочная хромозома» и два сорта сперматозоидов (с нею и без нее), не самец имеет на одну хромозому больше, чем самка,

[1] Подробнее о работах этих авторов см. сводку Шлейпа (68).

а наоборот, последняя обладает двумя «добавочными» элементами, самец же только одним. — Наиболее ясно подобное положение вещей выступает у клопа Protenor, почему этот случай, наблюдающийся у очень многих насекомых, получил название «типа Protenor».

Отношения у последней формы изображены на нашем рис. 62. В овогониях у самки (до псевдоредукции) наблюдается 7 пар хромозом (с), из них пара очень крупных (1). Благодаря этому яйца этой формы после выделения направительных телец имеют по 7 хромозом, одна из которых крупнее других. Сперматогонии самца имеют (как и все соматические клетки его тела) только 13 хромозом: 12 парных и одну крупную непарную (а и b—1). Благодаря этому при сперматогенезе возникают два сорта живчиков (с 6 и 7 хромозомами), так как более крупная хромозома может попасть лишь в одну из каждых двух мужских половых клеток (d — h).

Этот крупный непарный элемент, присутствующий в каждом яйце и лишь в половине сперматозоидов, и был назван раньше «добавочной хромозомой». Название это едва ли особенно удачное и ее лучше называть просто Х-хромозомой. Так как последняя присутствует в клетках самки в парном виде, в клетках же самца в непарном, то совершенно естественно сделать вывод, что из яйца и живчика с Х-хромозомой получается самка, из яйпа и живчика без этого элемента — самец. Таким образом, истинные отношения здесь диаметрально противоположны тем, которые принимал в своей гипотезе Мэк Кленг.

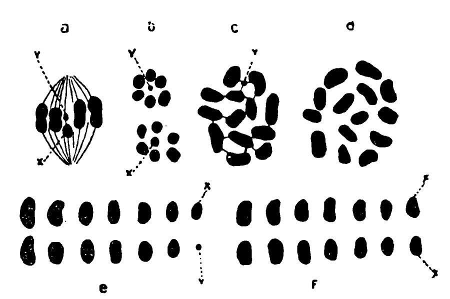


Рис. 63. Хромозомы у Lygaeus turcicus: а — второе деление сперматоцита, b — дочерние пластинки этого деления, с — экваториальная пластинка сперматогонии, d — экваториальная пластинка овогонии, е — расположенные попарно хромозомы из экваториальной пластинки сперматогонии, f—расположенные попарно хромозомы из экваториальной пластинки овогонии, х—большая, у — малая идиохромозома. — По Вильсону из Шлейпа.

Х-хромозомы получили название **гетерохромозом**, как их иногда теперь и называют; впрочем, гораздо чаще употребляется другое название, именно **половые хромозомы**. Вильсону же принадлежит честь открытия и другой категории половых хромозом, которые встречаются в парном состоянии и у самки и у самца и называются **идиохромозомами**.

Идиохромозомы встречаются также у многих насекомых, но особенно хорошо видны они у клопа Lygaeus, почему все случаи этого рода называют также «**типом Lygaeus**». Отношения у последней формы изображает наш рис. 63. Мы видим в клетках как самца (с и е), так и самки (d и f) по 6 пар обыкновенных хромозом; у самки имеются, кроме того, две очень схожие с ними половые хромозомы (х и х), у самца же одна из них такая

же (x), другая же очень мала (y). При сперматогенезе эти хромозомы, носящие название идиохромозом, распределяются по различным половым клеткам (a и b): половина сперматозоидов получает большую идиохромозому (x), другая половина — малую идиохромозому (y). Отсюда вполне естественно сделать вывод, что яйцо, оплодотворенное сперматозоидом с X-хромозомой, дает самку, при оплодотворении же его живчиком с У-хромозомой должен возникнуть самец.

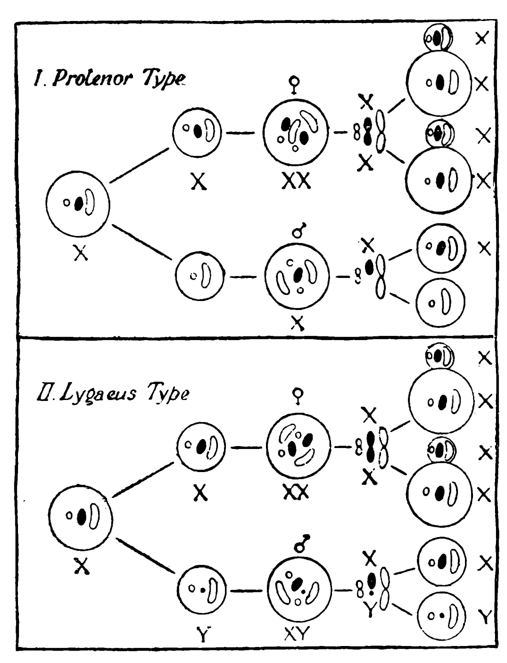


Рис. 64. Схема отношения половых хромозом к определению пола. Половые хромозомы черные. — Из Вильсона.

Таким образом, в обоих типах каждое яйцо имеет половую хромозому X сперматозоидов же имеется два сорта: при типе Protenor с X-хромозомой и без нее, при типе Lygaeus с X-хромозомой и Y-хромозомой. Мужской пол получается при оплодотворении яйца живчиком без X-хромозомы (или с Y-хромозомой), женский пол — при оплодотворении яйца сперматозоидом с X-хромозомой. Отношения обоих типов вполне ясно передает наш рис. 64 или следующая схема:

I. Тип Protenor { a) яйцо X + сперматозоид X = XX ♀
b) яйцо X + смерматозоид O = XO ♂

II. Тип Lygaeus { a) яйцо X + сперматозоид X = XX ♀
b) яйцо X + сперматозоид Y = XY ♂

Нетрудно видеть, что, если представить себе увеличение Y-хромозомы, то в конце концов мы получим форму, у которой обе идиохромозомы равны по величине и, следовательно, не отличаются от остальных хромозом. В этом случае половые хромозомы уже становятся неразличимы от других хромозом, или аутозом, как их обычно теперь называют. Нечто подобное Вильсон наблюдал у клопов из рода Nezara (83): у Nezara viridula имеется большая и малая идиохромозомы, как у Lygaeus, а у Nezara hilaris они уже почти неотличимы одна от другой. Словом, если признать последний случай за первичный, то мы получаем последовательный ряд от половых хромозом, ничем не отличающихся от остальных, к типу Protenor, где у самца только одна гетерохромозома, у самки же их две, через посредство типа Lygaeus с его большими и малыми идиохромозомами.

Нельзя не отметить, что термин «идиохромозома» употребляется теперь очень редко, а термину «гетерохромозома» придается несколько иное значение. Вот почему лучше вместо обоих этих названий пользоваться более общим термином «половой хромозомы».

Вильсон не ограничился установлением ряда этих чрезвычайно важных фактических данных, но предложил для их истолкования две гипотезы, одна из которых получила название качественной, другая — количественной (82, III).

Мы не будем, однако, останавливаться здесь на первой из них, так как она оказалась не особенно удачной, встретилась с рядом затруднений, и эти трудности заставили в конце концов самого Вильсона отказаться от его качественной гипотезы (83, 84) и отдать решительное предпочтение развитой им же одновременно с ней количественной гипотезе.

Согласно последней, половые хромозомы отнюдь не являются какими-либо специфическими определителями пола, а все дело сводится здесь к количественной стороне, к величине содержания хроматина. Избыток хроматина способствует определению зародыша в самку, меньшее же количество его — в самца: зигота с двумя X-элементами становится самкой, а зигота с одним подобным элементом (к которому иногда присоединяется значительно меньшая У-хромозома) делается самцом. Там, где, как у некоторых видов Nezara, половые хромозомы самца почти не отличимы одна от другой и равны количественно, они, можно думать, обладают неодинаковой «активностью», и при меньшей активности получается самец, при большей же — самка.[1] Таким образом, в смысле содержания хроматина самцы, по Вильсону, это «минус-пол» (minus-sex), самки же «плюс-пол» (plus-sex).

[1] Очевидно, из двух хромозом Nezara более пассивная еще более редуцируется у Lygaeus и совсем исчезает у Protenor.

Не трудно видеть, что по существу эта гипотеза Вильсона довольно близка к тем воззрениям, которые до него развивал Р. Гертвиг, стоявший также на той точке зрения, что все дело здесь в количестве хроматина. Однако гипотеза Вильсона гораздо более разработана во всех деталях, а главное опирается на прочно установленный им и другими исследователями фактический материал. В этом ее громадное преимущество перед рядом других спекуляций об определении пола, и вот почему к взглядам Вильсона примкнуло скоро и большинство других исследователей, к числу которых относится и Р. Гертвиг, высказавшийся по поводу этого в особой статье (41).

Не мало способствовало признанию гипотезы Вильсона и то обстоятельство, что половые хромозомы, изученные первоначально, главным образом, американскими исследователями у клопов и некоторых других насекомых, были найдены затем и в других типах животного царства. Рядом с классом насекомых можно поставить в этом отношении прежде всего класс круглых червей, или нематод, среди которых половые хромозомы удалось обнаружить у целого ряда форм [см. работы Бовери (1909), Эдвардса (1910 и 1911), Гюлика (1911), Шлейпа (1911), Фроловой (1912) и Мульсова (1912) в журнале «Archiv für Zellforschung»].

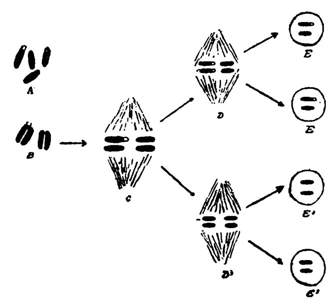


Рис. 65. Образование при сперматогенезе аскариды двух сортов половых продуктов: E—с X-элементом (белый придаток на черной хромозоме) и E¹—без него.—Из Моргана.

Особенно интересны здесь отношения у обыкновенной Ascaris megalocephala, у которой половая хромозома соединена с простой хромозомой и только в очень редких случаях имеет вид самостоятельной отдельности (крупные хромозомы аскарид отвечают каждая, повидимому, нескольким хромозомам других форм, т.-е. являются сложными). У самки все яйца получают этот X-элемент, входящий здесь в состав простой хромозомы; напротив, у самца образуется при сперматогенезе два сорта половых продуктов: с X-хромозомой и без нее (см. рис. 65).—В виду своеобразности этих отношений некоторые авторы говорят, кроме типа Protenor и типа Lygaeus, об особом типе Ascaris, хотя последний является в сущности модификацией типа Protenor.[1] Впрочем, отношения у Ascaris, быть может, заслуживают выделения в особый тип, так как они показывают нам, что гетерохромозомы могут быть в некоторых случаях совершенно незаметны благодаря их слиянию с простыми хромозомами.

[1] Отметим, что в пределах двух главных типов половых хромозом встречаются различные модификации, нередко обозначаемые именами соответствующих форм, у которых они найдены. Рассмотрение этих деталей не входит в нашу задачу; см. об этом статьи Вильсона (83, 84) или сводку Шлейпа (68).

Среди позвоночных животных половые хромозомы удалось обнаружить у ящериц и у многих млекопитающих: сюда относятся данные Иордана (1911) об опоссуме, Водседалека (1913, 1920) о лошади и рогатом скоте, Малоне (1918) о собаке и, наконец, Винивартера (1912) о человеке.

Как видно на рис. 66, взятом из последнего исследования, у мужчины соматические клетки, точно так же, как и сперматогонии (I), заключают по 47 хромозом. Благодаря псевдоредукции это число уменьшается в сперматоцитах I порядка до 24, при чем одна из их хромозом, отличающаяся от других и своей формой, представляет из себя X-элемент (II). Благодаря существованию последнего в процессе сперматогенеза (III—V) возникают два сорта живчиков: имеющих X-хромозому и лишенных ее (VI). Первые определяют, очевидно, женский пол, а вторые—мужской.

Впрочем, вопрос о числе хромозом у человека решился не сразу. Виман в появившейся позже работе (1917) доказывал, что диплоидное число хромозом у человека не 48, а 24, хотя и он принимал, что одна пара их у мужчины представляет из себя X- и У-хромозому. Однако недавно Огума и Кихара (1923) и Пайнтер (1923) снова описали у человека 48 хромозом, одна пара которых представляет из себя половые хромозомы.[1] Таким образом, наличность половых хромозом у человека стоит, повидимому, вне сомнений. За последнее время Пайнтером (1924, 1925) было констатировано присутствие X- и У- хромозомы и у многих других млекопитающих.

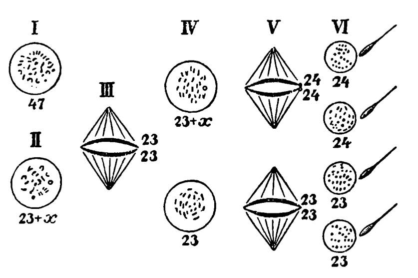


Рис. 66. Сперматогенез у человека: I—сперматогония с 47 хромозомами, II—сперматоцит первого порядка с гаплоидным числом хромозом и добавочной хромозомой (имеет форму кружка), III—его деление, IV—продукты последнего, V—деление сперматоцитов второго порядка, VI—четыре получающихся из них сперматозоида (два верхних производят женский пол, два нижних—мужской).—По Винивартеру из Моргана.

Иначе обстояло долгое время дело с половыми хромозомами в растительном царстве. Первым нашел гетерохромозомы и у растений наш русский ботаник Навашин (62), при чем здесь также оказались те же два типа, о которых мы говорили раньше: тип Protenor (у Muscari) и тип Lygaeus (у Galtonia). Тем не менее эти гетерохромозомы, по его мнению, не имеют отношения к определению пола, так как обладающие ими формы являются обоеполыми (гермафродитами), а, наоборот, у раздельнополого вида (Najas) не оказалось никакого отличия в составе хроматина у обоих полов.

[1] Некоторое различие между данными этих авторов заключается в том, что Огума и Кихара, как и Винивартер, не нашли у человека У-хромозомы, Пайнтер же определенно настаивает на ее существовании.

*

Повидимому, однако, Навашин столкнулся именно только с гетерохромозомами [1], а не с настоящими половыми хромозомами, которые впервые среди растений удалось найти Аллену (2) у печеночного мха Sphaerocarpos donnellii, и здесь не могло уже быть сомнения в том, что они стоят в самой тесной связи с определением пола. У этого растения состав хромозом точно отвечает отношениям у Lygaeus: гаплоидное число их 8, при чем 7 из них одинаковы у обоих полов (обыкновенные хромозомы или, как их называют, в противоположность половым, аутозомы), восьмая же имеет очень большую величину у женских растений (X-хромозома) и очень маленькую у мужских растений (У-хромозома).

В самое последнее время число случаев нахождения настоящих половых хромозом у растений неожиданно быстро увеличилось. В 1923 году их обнаружили Сантос у Elodea canadensis, Кихара и Оно у Rumex acetosa и Винге у Humulus, Melandrium и Vallisneria (87). Последняя форма особенно интересна в том отношении, что, тогда как у всех других растений наблюдаются X- и У- хромозома (тип Lygaeus), у Vallisneria были найдены только X-хромозомы (тип Protenor). Наконец, в 1924 году Блэкбёрн нашел X- и У- хромозомы у Lychnis dioica и у осины.

До сих пор мы имели дело только с типами Protenor и Lygaeus, которые характеризуются тем, что самки образуют один сорт гамет — с X-хромозомой (моногаметичный пол), а самцы — два сорта гамет: с X-хромозомой и без нее (дигаметичный или гетерогаметичный пол). Однако оказывается, что возможны и диаметрально противоположные отношения, при которых гетерогаметичным полом являются уже не самцы, а самки.

Впервые эти отношения были обнаружены у некоторых бабочек, а именно Донкастером — у кружовенной пяденицы Abraxas grossulariata (24) и Зейлером — у Phragmatobia fuliginosa (71) и у некоторых психид (72).

Первоначально Донкастер не нашел половых хромозом ни у Abraxas grossulariata ни у Pieris brassicae. Однако позже он получил культуру кружовенных пядениц, состоявшую почти из одних самок. У последних число хромозом вместо обычного числа — 56 равнялось 55, и они производили два сорта яиц: с 28 и с 27 хромозомами. При оплодотворении первых получался, очевидно, самец, а при оплодотворении вторых — самка.

Точно так же, по Зейлеру, у психиды Fumea casta самка имеет 61 хромозому, а самец 62, у другой психиды Talaeporia tubulosa соответствующие цифры 59 и 60.

Очевидно, что, например, у последней формы все сперматозоиды имеют по 30 хромозом, яйца же бывают двух сортов: с 30 хромозомами, дающие начало самцу, и с 29 хромозомами, дающие начало самке. Случай этот, очевидно, совершенно аналогичен типу Protenor, только здесь лучше уже обозначать половые хромозомы не символом X, а символом Z. Следовательно,

[1] Под именем гетерохромозом теперь часто понимают не только половые хромозомы, но и все другие, уклоняющиеся от нормальных хромозом (аутозом).

отношения у этих психид, а также у Araxas grossulariata могут быть изображены таким образом:

$$♂ = ZZ \qquad ♀ = ZO$$

При гетерогаметичности самца кроме типа Protenor у многих форм наблюдался тип Lygaeus, при котором у самца тоже 2 хромозомы, как у самки, но разной величины: X и У. Совершенно то же самое имеет место по наблюдениям Зейлера и у некоторых бабочек (Phragmatobia, Solenobia), при чем опять таки здесь хромозому, отвечающую У-хромозоме, лучше обозначить другим символом, хотя бы W, и тогда отношение полов у этих форм принимает такой вид:

$$♂ = ZZ \qquad ♀ = ZW.$$

Второй группой организмов, где имеет место гетерогаметичность самки, а не самца, являются птицы. Долгое время отношения у них оставались неясными, но не так давно Гюйер (36) доказал, что петух имеет 18 хромозом (16 аутозом и 2 Z-хромозомы), курица же — только 17 (16 аутозом и 1 Z-хромозому), т.-е. отношения здесь такие же, как и у бабочек.

Таковы данные цитологии, касающиеся причин определения пола с чисто хромозомальной стороны. Им нельзя отказать в высокой доле убедительности, хотя все же невольно возникает сомнение — почему же механизм определения пола диаметрально противоположен в смысле распределения половых хромозом, даже у таких сравнительно близких форм, как клопы и бабочки? Однако этот дуализм в определении пола находит себе полное подтверждение со стороны совершенно другой области исследования — именно со стороны экспериментальных данных, сводящих наследование пола к уже известным нам законам наследственности.

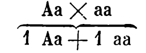
И, действительно, одновременно с чисто цитологической попыткой разрешения проблемы пола, появилась и другая, стремившаяся свести этот вопрос к законам Менделя, т.-е. рассматривавшая то или иное половое состояние как известное свойство, зависящее от присутствия специального гена. Мысль об этом чрезвычайно заманчива и являлась, повидимому, у самого Менделя, насколько об этом можно судить по опубликованной Корренсом его переписке с Нэгели. На эту же возможность указывал Страсбургер (74) и некоторые другие вскоре после того, как законы Менделя стали снова общим достоянием, а вслед за ними на том же вопросе остановился более подробно и Кастль (16).

Эти первые попытки создать менделистическое толкование определения пола нельзя признать особенно удачными. Так, Страсбургер и Кастль принимали, что половина как мужских, так и женских гамет имеет мужскую тенденцию m, другая же половина их — женскую тенденцию w, при чем во время полового акта происходит так называемое селективное оплодотворение, т.-е. соединяются друг с другом лишь гаметы с противоположной тенденцией. Таким образом, каждый пол является всегда гетерозиготным mw, но в одном доминирует мужская тенденция над женской,

в другом наоборот. Это объяснение слишком сложно и, главное, связано с принятием селективного оплодотворения, в пользу которого трудно привести какие-либо доказательства, почему оно и не имело особенного успеха.

Выше мы отмечали уже, что по большей части отношение полов приблизительно равно друг другу, и на равенстве этого отношения должна основываться всякая гипотеза, стремящаяся пролить свет на проблему пола. Когда же в случае менделистической наследственности возникает необходимое здесь отношение (1 : 1)?—Это получается обычно при скрещивании моногетерозиготной формы, гибрида, с одной из ее исходных гомозиготных форм, когда в потомстве возникает поровну как гетерозиготных, так и гомозиготных особей:

$$\frac{Aa \times AA}{1\ Aa + 1\ AA}$$



$$\frac{Aa \times aa}{1\ Aa + 1\ aa}$$

(подробнее об этом см. стр. 81, а также рис. 26).

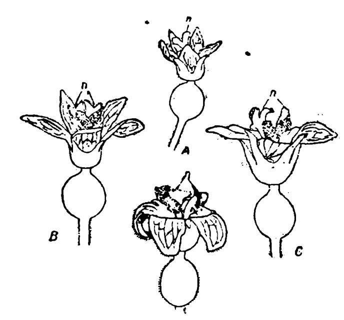


Рис. 67. Женские цветы брионий: A—Bryonia alba, D—Bryonia dioica, B и C—гибриды между ними.—Из Корренса.

Не трудно видеть, что раз потомство двух подобных форм состоит из таких же форм, то и при скрещивании последних, если опять соединяются друг с другом различные особи, у нас получится то же самое, т.-е. поровну и тех и других форм и т. д. Очевидно, можно принять, что имеется особый фактор пола S, и один пол (все равно, мужской ли, или женский) гомозиготен в смысле содержания этого фактора, т.-е. является хотя бы ss, другой же пол гетерозиготен, т.-е. имеет строение Ss. Первый из полов производит в силу этого один сорт гамет (s), второй—два сорта (S и s), благодаря чему отношение полов при каждом половом акте должно оставаться равным друг другу. Если гетерозиготен женский пол, то можно принять, что ♀ = Ff, ♂ = ff; наоборот, при гетерозиготности мужского пола ♂ = Mm, ♀ = mm.

Впервые на эту точку зрения стал **Корренс**, подтвердивший ее своими опытами над наследованием пола у тыквенного растения брионии (19). В средней Европе обычны два вида этого растения: Bryonia alba и Bryonia dioica; и у того и у другого цветы однополые (рис. 67), но первый вид имеет мужские и женские соцветия на одном растении, т.-е. однодомен (гермафродитен), а Bryonia dioica, напротив, двудомна, т.-е. раздельнопола. Эти два вида скрещиваются друг с другом, что и дало возможность Корренсу изучить половую тенденцию различных гамет двудомной брионии, при чем он принимает, что у гермафродитного вида нет специальной половой тенденции, что его гаметы имеют тенденцию производить лишь обоеполые, т.-е. гермафродитные растения.

Корренсом были произведены у брионий следующие опыты скрещивания:

1⁰ Bryonia dioica ♀ × Br. alba ♂ — при опылении женского цветка двудомной бриониии пыльцой с однодомной получились исключительно раздельнополые и женские растения, т.-е. 100% ♀♀;

2⁰ Bryonia dioica ♀ × Br. dioica ♂ — нормально двудомная бриония производит также раздельнополые растения, но поровну оба пола т.-е. 50% ♀♀ и 50% ♂♂;

3⁰ Bryonia alba ♀ × Br. dioica ♂ — при опылении женского цветка однодомной бриониии пыльцой с двудомной получаются опять-таки раздельнополые растения и поровну обоих полов, т.-е. 50% ♀♀ и 50% ♂♂.

Приняв, что как мужские, так и женские гаметы обоеполого вида (Br. alba) лишены специальной половой тенденции, можно сделать из этих опытов следующие важные выводы. — Опыт первый показывает, что все яйцеклетки Br. dioica обладают прогамно женской тенденцией, отчего все потомство здесь и получилось состоящим лишь из женских экземпляров. Однако, как видно из опыта второго, эта тенденция яйцеклетки изменяется при оплодотворении мужским элементом, так как при размножении двудомной брионии получаются и женские и мужские растения. Наконец, третий опыт проливает свет на половую тенденцию мужских гамет двудомной брионии: результат этого опыта становится понятным лишь при допущении, что у половины этих гамет имеется мужская тенденция, у половины же женская. Первая, очевидно, доминирует над второй при встрече при нормальных условиях гамет с различной тенденцией.

Таким образом, у женского растения все гаметы одного сорта (с женской тенденцией), напротив, у мужского растения — двух сортов (с мужской и женской тенденцией). Очевидно, женский пол здесь гомозиготен, мужской гетерозиготен, что позволяет нам изобразить схематически эти отношения так:

♂ = Mm ♀ = mm.

Вслед за Корренсом с такой же попыткой свести определение пола на менделистические факторы выступили Бэтсон и Пённетт (4). Исходным пунктом для их построений послужили случаи так называемой «ограниченной полом» наследственности в животном царстве, когда тот или иной признак наследуется различно в зависимости от того, является ли носителем его самка или самец. Эти случаи становятся, по мнению Бэтсона и Пённетта, понятными, если принять, что наследование пола зависит само от известного менделистического фактора, по отношению к которому один пол гомозиготен, другой гетерозиготен. Таким образом, в своей основе теория Бэтсона и Пённета идентична со взглядами Корренса, однако между ними замечается и некоторое различие, которое станет более ясным, если обратиться к какому-нибудь конкретному случаю.

Явление ограниченной полом наследственности было подробно изучено прежде всего Донкастером и Райнором (21) и Донкастером (22) при скрещивании кружовенной пяденицы Abraxas grossulariata и ее разновидности lacticolor, и именно на этих исследованиях и основывались, главным

образом, Бэтсон и Пённетт.[1] Однако в дальнейшем удалось найти еще более удобный объект для изучения этого явления в лице различных пород кур, у которых ограниченная полом наследственность изучалась целым рядом исследователей [назовем лишь главнейшие работы — Пёрля и Сюрфаса (64), Бэтсона и Пённетта (5), Моргана и Гудаля (56)]. Мы разберем поэтому теорию пола английских исследователей на одном из случаев скрещивания у кур.

Дадим прежде всего общую схему того, как протекает ход моногибридного скрещивания в случаях ограниченной полом наследственности. При этом оказывается далеко не безразличным (как во всех других случаях), кто является носителем доминирующего признака — самка или самец. В одном из этих случаев (у бабочек и у птиц, если D — самец) ход скрещивания не отличается от обычного моногибридного, т.-е.

$$
\begin{array}{ll}
P & a \times A \\
F_1 & A \\
F_2 & 3\,A + 1\,a.
\end{array}
$$

В противоположном этому случае (у бабочек и у птиц, если D — самка) наблюдаются уж иные отношения: в F_1 сыновья получают особенность матери, дочери — особенность отца, а в F_2 имеет место расщепление на два типа не в отношении 3 : 1, а в отношении 1 : 1, так что на буквах это можно изобразить так:

$$
\begin{array}{ll}
P & A \times a \\
F_1 & a \quad A \\
F_2 & 1\,A + 1\,a
\end{array}
$$

Наш рис. 68 изображает скрещивание черной одноцветной курицы (в данном случае из породы лангшан, но можно взять и другую породу) с пестрым петухом-плимутроком. Наряд последнего доминирует в F_1, в F_2 же наблюдается обычное моногибридное расщепление. Рис. 69 изображает обратное или, как говорят, реципрокное скрещивание, в данном случае курицы из породы плимутрок с черным петухом: при этом все самцы в F_1 имеют пестрый наряд матери, и все самки черную одноцветную окраску отца, а в F_2 появляется поровну и тех и других среди представителей каждого пола.

Для объяснения этого, как и всех подобных ему случаев, Бэтсон и Пённетт принимают, во-первых, что гетерозиготен здесь не мужской, как в опытах Корренса, а женский пол, т.-е. что здесь мы имеем:

$$
♀ = Ff \qquad ♂ = ff.
$$

[1] Разбор данных относительно Abraxas grossulariata можно найти почти во всех сводках по наследственности (Гольдшмидта, Баура и др.), хотя случай этот довольно сложен и потому менее удобен чем выбранный нами ниже.

Второе допущение, которое также является общим для всех упомянутых выше случаев ограниченной полом наследственности, заключается в том, что между генами доминирующей внешней особенности D и женского пола F наблюдается так называемое «отталкивание», при том столь полное, что гамет с этими двумя факторами совсем не образуется. В выбранном нами примере пестрая окраска плимутрока доминирует над одноцветной черной окраской, поэтому первую можно обозначить как B, вторую как b. Отсюда отталкивание должно иметь место между геном пестрой окраски и геном женственности, т.-е. между B и F.[1]

Применим теперь все это сперва к случаю, изображенному на рис. 68 (черная курица × пестрый петух):

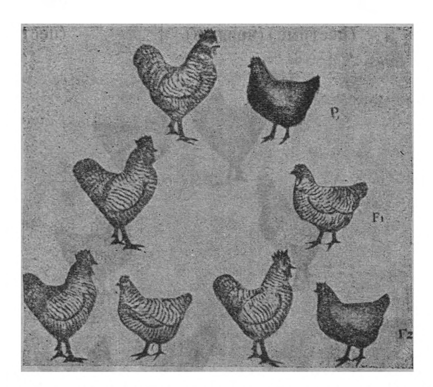


Рис. 68. Скрещивание плимутрока ♂ и лангшана ♀.—По Моргану-Гудалю из Плате.

P	♂ — BBff (пестрый)	♀ — bbFf (черная)
гаметы	Bf	bF, bf
F_1	♂ — Bbff (пестрый)	♀ — BbFf (пестрая)
гаметы	Bf, bf	Bf, bF
F_2	♂♂ — BBff, Bbff (пестрый) (пестрый)	♀♀ — BbFf, bbFf (пестрая) (черная).

Самка в F_1 является дигибридом и должна была бы образовать четыре сорта гамет, именно BF, Bf, bF и bf, но первый и последний сорт совсем не образуются благодаря полному отталкиванию между генами B и F.

[1] Явление «отталкивания» двух генов является полным антиподом их «сцепления», когда два гена, напротив, наследуются почти всегда вместе, что мы уже видели при разборе летальных факторов (стр. 134). Подробнее мы разберем эти явления в следующей главе.

В силу той же причины каждая курица пестрой породы должна быть гетерозиготна не только в смысле фактора пола F, но и по отношению к фактору B, т.-е. должна иметь всегда строение BbFf, тогда как петух может быть и BBff.

Проследим теперь также на буквах случай, изображенный на рис. 69 (пестрая курица × черный петух):

P	♂ — bbff (черный)	♀ — BbFf (пестрая)
гаметы	bf	Bf, bF
F_1	♂ — Bbff (пестрый)	♀♀ — bbFf (черная)
гаметы	Bf, bf	bF, bf
F_2	♂♂ — Bbff, bbff (пестрый) (черный)	♀♀ — BbFf, bbFf (пестрая) (черная).

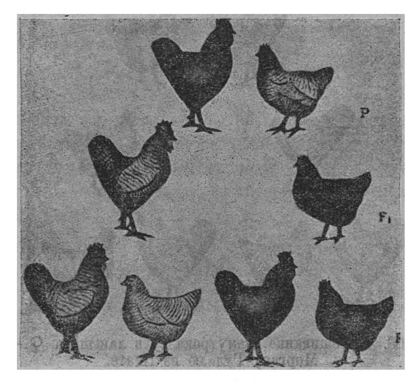


Рис. 69. Скрещивание лангшана ♂ и плимутрока ♀. — По Моргану-Гудалю из Плате.

Два сорта гамет (вместо четырех) образуются здесь у самки среди исходных форм по указанной выше причине, принятой Бэтсоном и Пённеттом за одну из основных предпосылок. [1]

Ряд подобных случаев у кур, у бабочки Abraxas grossulariata, а также у некоторых других форм (канарейки, бабочки-желтушки и пр.) получает полное объяснение при допущении менделистической точки зрения на пол, почему все эти случаи, подобно скрещиваниям, произведенным Корренсом, говорят в пользу того, что и пол есть одно из менделирующих свойств организмов.

Однако Корренс пришел к заключению, что гетерозиготен мужской пол и гомозиготен женский, между тем все указанные выше примеры гово-

[1] Недавно Завадовский дал чрезвычайно изящное доказательство справедливости этих формул путем кастрации и пересадки желез противоположного пола гибридам F_1 из последнего скрещивания. См. его интересную книгу «Пол и развитие его признаков» (89).

рят как раз обратное, именно что у всех этих объектов из животного царства гетерозиготны самки и гомозиготны самцы.

Тем не менее вскоре удалось найти такие же отношения, как наблюдал Корренс, и в животном царстве. Сюда относятся исследования Моргана над американской плодовой мухой Drosophila melanogaster (54), изучение скрещиваний у которой позволило ему открыть и здесь ограниченную полом наследственность. Наши рис. 70 и 71 изображают скрещивание нормальной мухи, имеющей красные глаза, с появившейся в 1910 году у Моргана белоглазой мутацией. Последний признак рецессивен, но наследуется в первом и втором поколении различно, в зависимости от пола его носи-

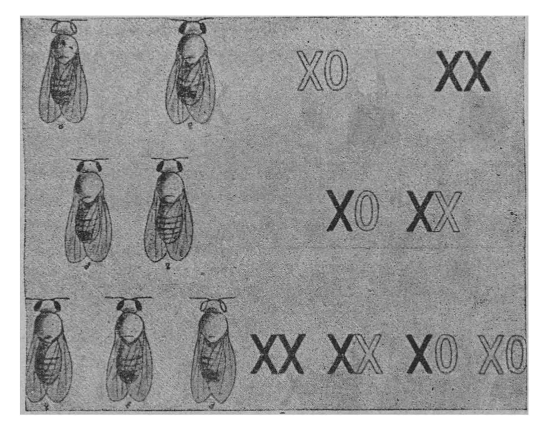


Рис. 70. Скрещивание Drosophila melanogaster: ♂ — с белыми глазами и ♀ — с красными глазами. Справа отношения в половых хромозомах, из которых черная является носителем фактора красных глаз, белая — носителем фактора белых глаз. — Из Моргана.

теля, при чем здесь нормальный ход наследования имеет место, если D — самка, если же D самец, то в F_1 самцы получают особенность матери, самки особенность отца и т. д., т.-е. происходит прямо противоположное тому, что мы видели у кур (см. рисунки). Для объяснения этого явления здесь нужно допустить, во-первых, гетерозиготность самца, т.-е. что

$$♂ = Mm \qquad ♀ = mm,$$

во-вторых же, полное отталкивание между фактором M и доминирующей особенностью (красный цвет глаз). После предыдущего подробный разбор этих отношений на буквах является, конечно, уже излишним.

Отношения, наблюдавшиеся у Drosophila, не остались единственными в своем роде, а были подтверждены и у других объектов. Так, ограниченная полом наследственность имеет место и у кошек, благодаря чему черно-

желтыми бывают здесь почти исключительно самки, самцы же от скрещивания черной и желтой формы получают лишь цвет одного из родителей. Для объяснения этих отношений Донкастер должен был принять, что в данном случае гетерозиготен мужской пол (23). Таковы же отношения, согласно этому автору, и у человека, на чем мы подробнее остановимся в последней главе книги.

Таким образом, менделистическая структура обоих полов и их отношения друг к другу различны у различных форм в животном царстве. В одних случаях наблюдается гетерозиготность самки и гомозиготность самца: такие отношения называют теперь типом Abraxas. В других случаях гетерозиготен, напротив, мужской пол и гомозиготен женский: при этом говорят о типе Drosophila.

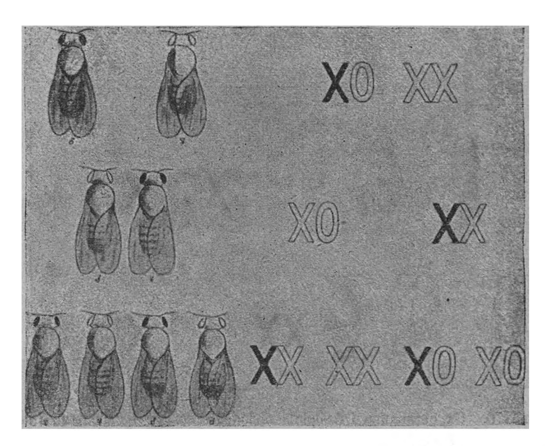


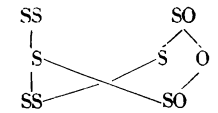
Рис. 71. Скрещивание Drosophila melanogaster: ♂ — с красными глазами. ♀ — с белыми глазами. Справа половые хромозомы.— Из Моргана.

Изображенный для последней формы на рис. 70 и 71 ход ограниченного полом наследования становится еще более ясным, как это показал Морган (55), если принять, что гены тех признаков, которые наследуются подобным образом, помещаются в X-хромозоме (Drosophila melanogaster имеет половые хромозомы по типу Lygaeus — см. далее рис. 75). Как видно на этих рисунках, если обозначить ту X-хромозому, которая является носителем красного цвета глаз, темным, а X-хромозому, являющуюся носителем белого цвета глаз, светлым и проследить их судьбу в F_1 и в F_2, имея в виду, что красный цвет доминирует, а белый—рецессивен, то нам станут сразу ясными все сложные отношения, наблюдающиеся при ограниченной полом наследственности, без сложных формул и допущения отталкивания между генами, как мы делали это при разборе наследования у кур.

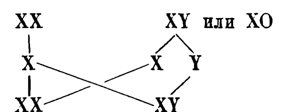
Последний случай также делается гораздо более понятным, если исходить из того, что у петуха имеются две Z-хромозомы, а у курицы только одна, при чем именно в этих хромозомах и заключаются гены, обусловливающие пестрое оперение и черную окраску у кур, при чем первая из этих особенностей доминирует над второй.

Отсюда становится совершенно ясно, что, как это впервые было высказано Морганом (55) и Гольдшмидтом (25, 26), менделистическая точка зрения на пол и его цитологическое объяснение являются лишь двумя различными сторонами одного и того же предмета.

Согласно Моргану, наследование пола протекает всегда в силу гетерозиготности одного пола по схеме:

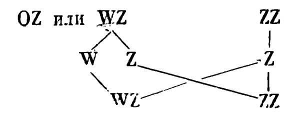


В случае типа Drosophila мы имеем совершенно определенный хромозомальный механизм в лице X- и У-хромозом, которые передаются из поколения в поколение таким образом:



Для объяснения случаев ограниченной полом наследственности в этом типе достаточно принять, что подобные признаки вызываются генами, локализованными в X-хромозоме.

В случае типа Abraxas имеются тоже особые половые хромозомы, но уже не X и У, а Z и W, которые передаются из поколения в поколение таким образом:



Очевидно, Z-хромозомы у представителей этого типа также заключают в себе гены тех признаков, которые наследуются по типу ограниченной полом наследственности.

Таким образом, и в вопросе о причинах определения пола, в конце концов, получилась полная гармония между чисто менделистическим — экспериментальным — и цитологическим методами исследования.

За последние годы изложенный здесь взгляд на менделистическую и цитологическую сущность определения пола получил подтверждение с самых различных сторон. Особенно доказательными являются в этом отношении работы Моргана и его школы (57) над знакомой уже нам мухой Drosophila melanogaster, у которой в настоящее время известно до 100 особенностей, наследуемых в связи с полом, при чем всюду наблюдается тот ход наследования, который изображен на наших рис. 70 и 71 для случая скрещивания белоглазой и красноглазой формы. Очевидно, гены этих признаков содержатся в половой Х-хромозоме, а ее партнер У-хромозома у самцов не содержит никаких генов, отчего на упомянутых рисунках она и обозначена как О.

Однако подобный ход наследования есть только общее правило, а из него возможны и исключения, при чем анализ позволил одному из ближайших сотрудников Моргана Бриджсу еще глубже проникнуть в сущность этих процессов (9). Бриджс сделал свое открытие при изучении скрещивания мухи, имеющей глаза киноварного цвета, с нормальной красноглазой формой, но все найденное им имеет полное приложение и к любому другому признаку, наследуемому в связи с полом.

Согласно изложенному выше, если скрещивается самка с киноварными глазами и самец с красными, в F_1, как правило, все самки—красноглазые, и все самцы имеют киноварные глаза (ср. рис. 71). Однако, как исключение, может быть диаметрально противоположный результат, объясняемый неправильным ходом распределения хромозом при редукции, которому Бриджс дал название «не-расхождения» (non-disjunction).

Мы знаем, что у Drosophila самка является формой строения XX, при чем все яйца, как правило, получают при редукции одну Х-хромозому. Однако, оказывается, иногда в виде исключения эти 2 половых хромозомы не разделяются при редукции, и получаются 2 сорта яиц: один с 2 Х-хромозомами, другой — совсем без них. Что будет дальше, если подобные яйца оплодотворяются нормальными живчиками, которых бывает всего 2 сорта — с Х- и с У-хромозомой?

Нетрудно видеть, что при этом должно получиться 4 типа зигот по следующей схеме, на которой указана и их судьба:

	Яйца		Живчики		Зигота	
1)	XX	+	X	=	XXX	погибает
2)	XX	+	У	=	XXУ	♀
3)	—	+	X	=	X	♂ (бесплодный)
4)	—	+	У	=	У	погибает.

Таким образом, 2 зиготы (XXX и У) оказываются нежизнеспособными, 2 других дают самку и самца, но иного, чем всегда, хромозомального состава: самка имеет 2Х- и 1 У-хромозомы, а самец лишен У-хромозомы. Заметим, что справедливость последнего была доказана Бриджсом и чисто цитологически, так как и Х- и У-хромозомы у Drosophila хорошо различимы друг от друга и от других хромозом.

Отчего же, однако, эти своеобразные самец и самка имеют иную, чем всегда, окраску глаз? Это объясняется крайне просто: ведь носителем как киноварного цвета глаз, так и красного является Х-хромозома. У исходных форм самка имела киноварные глаза, самки F_1 строения XXУ получили свои Х-хромозомы только от нее — очевидно, они должны иметь именно этот признак. Напротив, самцы строения Х получают эту хромозому от отца, который был красноглазым, почему и они получают эту особенность. Все эти отношения изображены и на нашем рис. 72.

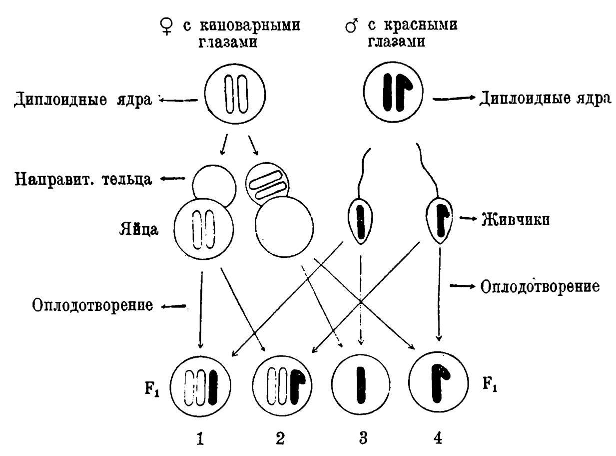


Рис. 72. Схема первичного нерасхождения хромозом и его результатов в F_1: 1 — XXX (отмирает), 2 — XXУ (♀ с киноварными глазами), 3 — X (бесплодный ♂ с красными глазами), 4 — У (отмирает). — Из Бриджса.

Конечно, в потомстве самки строения XXУ будут наблюдаться уже иные отношения, чем в потомстве нормальной самки XX. Последняя образует, как правило, один сорт яиц (все с Х-хромозомой) и лишь, как исключение, 2 сорта (XX и совсем без половых хромозом). Напротив, у самки строения XXУ всегда будут возникать 4 сорта яиц в зависимости от того, как произойдет разделение при редукции ее 3 половых хромозом, а именно:

XУ	XX
и	и
X	У

Таким образом, и здесь происходит неразъединение хромозом, но уже не первичное, а вторичное (в результате первого), как его теперь обычно называют.

В результате оплодотворения яиц этой самки с киноварными глазами спермой нормального красноглазого самца получатся как самцы, так и самки обоих типов, а главное, возникнут снова ненормальные самки строения XXY и ненормальные самцы строения XYY, у которых и дальше будет происходить вторичное неразъединение хромозом, и т. д.

Несмотря на некоторую сложность этих отношений, трудно найти более блестящее подтверждение справедливости как цитологической, так и менделистической теории определения пола!

Заметим, что нерасхождение половых хромозом имеет место, повидимому, и у других организмов: у бабочки Abraxas grossulariata относительно этого имеются как чисто экспериментальные, так даже и цитологические указания, у других форм при помощи данного допущения могут быть истолкованы некоторые уклонения от нормального хода скрещиваний. В частности недавно Литтль (50) при помощи теории нерасхождения дал очень заманчивое объяснение случаям появления черно-желтых котов, которые обычно не получаются и возникают как очень большая редкость. По Литтлю, в одних случаях это X-самцы, появляющиеся в результате первичного нерасхождения, и эти формы, как и у Drosophila, всегда бесплодны; в других, напротив, они имеют обычное строение XY, но, возникая в результате вторичного нерасхождения, имеют окраску, свойственную обычно лишь самкам. Словом, открытие нерасхождения половых хромозом во многом углубило наше понимание проблемы определения пола и ограниченной полом наследственности.

Чрезвычайно большой интерес для всякой теории определения пола представляют явления интерсексуальности, иначе — случаи появления интерсексов, как называют теперь особей, у которых как во вторичных половых признаках, так и в половом аппарате к признакам одного примешаны признаки и другого пола, при чем иногда эти интерсексы представляют как бы постепенный ряд переходов от самца к самке. От интерсексуальности, проникающей весь организм, следует отличать случаи гинандроморфизма, когда у некоторых, например, насекомых одна половина тела носит мужской характер, а другая женский, и на этих случаях мы останавливаться не будем. Интерсексуальность, как показали новейшие исследования, бывает в свою очередь двух родов: у позвоночных она обусловливается явлениями внутренней секреции, почему ее можно назвать гормональной, у насекомых же обусловливается хромозомальной структурой особи, почему ее и называют зиготической. Конечно, для нас здесь представляет интерес лишь последний случай.[1]

На основании своих продолжительных опытов по изучению скрещиваний у бабочки Lymantria dispar (непарный шелкопряд) Гольдшмидт установил не только свою теорию гаметической структуры обоих полов (25, 26), но попытался и дать исчерпывающее объяснение для явлений

[1] Подробнее обо всех этих явлениях см. последнюю книгу по вопросам определения пола Гольдшмидта (31).

зиготической интерсексуальности (27, 28, 30), с которым он столкнулся при скрещивании различных местных рас непарного шелкопряда друг с другом.

Для понимания дальнейшего нам необходимо остановиться на теории структуры полов Гольдшмидта (25, 26).

По его мнению, те более простые формулы полов, которыми пользовались Корренс и Бэтсон (♂ = Mm, ♀ = mm или ♀ = Ff, ♂ = ff), должны быть изменены и каждому полу следует приписать факторы и мужского и женского пола — M и F. При гетерозиготности самки, т.-е. в случае типа Abraxas, строение полов носит следующий характер:

♂ = MMFF ♀ = FFMm.

Фактор мужского пола прикрывает в этом случае фактор женского пола, но лишь до тех пор, пока оба содержатся в одинаковом количестве (у самца); два гипостатических фактора женского пола, напротив, обладают способностью прикрывать один эпистатический фактор мужского пола (у самки). При гетерозиготности самца, т.-е. в случае типа Drosophila, мы имеем:

♂ = MMFf ♀ = FFMM,

и здесь отношение факторов обратное: женские факторы прикрывают мужские, но два мужских эпистатичны по отношению к одному женскому.

Что касается до связи с хромозомами, то X-хромозома, по мнению Гольдшмидта, является носителем только одного из факторов пола, именно того, по отношению к которому имеет место гетерозиготность: в случае гетерозиготности самки это фактор M, в случае гетерозиготности самца — фактор F. Фактор противоположного пола (F в первом случае, M во втором) заключается в какой-нибудь другой хромозоме, ничем не отличающейся от остальных хромозом, а может быть, даже в У- или W- хромозоме.

Исходя из подобного взгляда на отношение полов, Гольдшмидт пытается объяснить и появление интерсексов, которые не раз наблюдались им у непарного шелкопряда.

При скрещивании друг с другом самцов и самок одной и той же расы этого вида интерсексов вообще не получается. Напротив, если скрестить самку европейской расы с самцом японской, нормальными оказываются только самцы, самки же в F_1 все более или менее интерсексуальны, тогда как обратное скрещивание дает опять-таки лишь нормальных самцов и самок. Однако, от таких самок можно получить и интерсексуальных самцов. Чем же объяснить эти явления?

Мы только что сказали, что, по Гольдшмидту, у бабочек

♀ = FFMm ♂ = MMFF,

и это происходит в силу того, что два мужских фактора прикрывают два женских, а один мужской прикрывается двумя женскими. Мы упоминали также выше (см. стр. 129), что этот исследователь считает вообще наслед-

ственные факторы за энзимы и приписывает им различную «потенцию», или «валенцию». Эта потенция, или «кванты» энзимов, в данном случае таковы, что, если обозначить кванту M символом n и кванту F символом q, то

$$n < 2q < 2n.$$

Однако кванты половых факторов различны у различных рас непарного шелкопряда, почему чисто условно можно принять

для европейской (слабой) расы		для японской (сильной) расы	
F = 40	M = 60	**F** = 50	**M** = 80
♀ = FFMm = 80 — 60		♀ = **FFMm** = 100 — 80	
♂ = MMFF = 120 — 80		♂ = **MMFF** = 160 — 100	

Эти разности превышают здесь 20, отчего в обоих случаях получаются или самки или самцы нормального типа.

Скрестим, однако, европейскую самку с японским самцом. При этом имеем:

P европ. ♀ [= FFMm = 80 — 60] × японск. ♂ [= **MMFF** = 160 — 100]

F₁ { ♂ = **M**MFF = (80 + 60) — 80 = 140 — 80
{ ♀ = FF**M**m = (40 + 40) — 80 = 80 — 80

Таким образом, у самцов здесь перевес мужского начала над женским вполне достаточный, у самок же, благодаря скрещиванию различных рас, кванты мужского и женского энзима равны друг другу, почему вместо них и возникают интерсексы. Вообще, по Гольдшмидту, если разность квант падает в этих случаах ниже 20 единиц, начинаются явления интерсексуальности, достигающей своего максимума при полном равенстве обоих квантов.

По поводу этой теории Гольдшмидта мы можем повторить здесь то же, что выше было сказано вообще про его воззрения на природу генов. Мысль о том, что гены являются своего рода энзимами, весьма интересна, но ничем не доказана. Еще меньше мы имеем данных к тому, чтобы приписывать генам известную «потенцию» и какие-то «кванты», которых ничем нельзя измерить. В частности те величины, которые Гольдшмидт приписывает различным расам шелкопряда, совершенно произвольны и с полным успехом могут быть заменены и другими цифрами. В силу всего этого у нас имеется очень мало оснований для принятия этой гипотезы.[1]

Заметим, впрочем, что все сказанное относится нами лишь к гипотезе Гольдшмидта о различной потенции половых (а также и других) факторов, а отнюдь не к его формулам для обоих полов. Включение в последние

[1] Недавно Баур в последнем издании своей книги высказал довольно вероятное предположение, что, быть может, результаты Гольдшмидта можно объяснить не различной потенцией одного полового фактора, а наличностью здесь целого ряда однозначных половых факторов. Ту же самую мысль еще до него высказал и В. М. Шимкевич в последнем издании своих «Биологических основ зоологии» (ч. II, 1922, стр. 445).

в обоих случаях и мужского и женского фактора во многих отношениях удобно и хорошо согласуется со многими данными физиологии пола. Эти формулы нашли себе применение и в работах других исследователей, и в частности недавно, с одной стороны, Г. и П. Гертвиг (42) у Melandrium rubrum, а с другой — Витши (88) у лягушек принимают для обоих этих организмов — одного из верхов растительного, другого из верхов животного царства — такие формулы полов:

♀ = FFMM ♂ = MMFf,

т.-е. то, что предложил Гольдшмидт для типа Drosophila. Формулы полов последнего для бабочек поддерживает в настоящее время и Косминский (46).

Недавно Бриджс выступил с совершенно иным объяснением причины появления интерсексов у Drosophila melanogaster (13). У этой формы кроме половых (X- и У-) хромозом имеются две пары обыкновенных, или аутозом. Так как самка имеет здесь 2 X-хромозомы, то ее «половой индекс» по Бриджсу (отношение числа X-хромозом к числу пар аутозом) равен единице. У самца, имеющего всего одну X-хромозому, этот индекс равен 0,50. Однако, иногда попадаются самки, у которых чисто цитологически можно установить наличность не 2, а 3 пар аутозом, и именно эти формы оказываются интерсексуальными. Здесь «половой индекс» равен $\frac{2}{3}$ (0,67) или даже несколько больше (на чем мы останавливаться уже не будем) — вообще, он стоит между половым индексом самки и самца, как и следует быть у промежуточной между ними формы.

Конечно, большой еще вопрос, удастся ли обнаружить то же самое у интерсексов других видов,[1] но все же, поскольку дело идет о Drosophila, данные Бриджса заслуживают самого серьезного внимания, как основывающиеся на строго проверенных цитологических данных.

Последней новинкой в области вопросов пола является открытие **наследования через У-хромозому**, которая до сих пор считалась совершенно абортивным элементом и нередко даже обозначалась нулем (см. наши рис. 70 и 71). Пока это интересное явление точно установлено только у рыб и открыто почти одновременно и независимо друг от друга Иоганнесом Шмидтом в Копенгагене (69) и японским исследователем Айда (1).

Шмидт нашел, что у живородящей рыбки Lebistes reticulatus черное пятно на спинном плавнике передается, даже при скрещиваниях различных рас, лишь от самца к самцам же. Так как единственный элемент, наследуемый таким образом, это — У-хромозома, то Шмидт должен был допустить, что данный признак передается через эту хромозому. Справедливость данного допущения теперь окончательно доказана для этой рыбки Винге (85, 86).

[1] По Гольдшмидту (32), у Lymantria dispar связи между интерсексуальностью и хромозомами обнаружить не удается, однако у видовых гибридов из рода ночных бабочек Saturnia интерсексы также появляются в результате неправильностей в числе хромозом (34).

Он установил, что у Lebistes reticulatus диплоидное число хромозом у обоих полов 46, но самка имеет 2 Х-хромозомы, а самец — одну Х- и одну У-хромозому. Вторичные половые признаки самца здесь вообще наследуются через Х-хромозому по типу обыкновенной ограниченной полом наследственности, но некоторые из них передаются совершенно несомненно через У-хромозому: всегда от отца к сыну, т.-е. лишь по мужской линии.

Айда наблюдал то же самое у небольшой японской рыбки Aplocheilus latipes, которая имеет несколько цветовых рас, обусловливаемых известными генами окраски. При переходе одного из них, именно R, в рецессивное состояние, т.-е. у форм строения rr, возникает голубая или белая окраска — однако эти цвета имеют лишь самки, самцы же никогда не бывают так окрашены. Причина этому кроется в том, что один из факторов R переносится У-хромозомой: следовательно, он всегда присутствует у самцов, имеющих здесь строение ХУ.

Таким образом, к тому типу ограниченной полом наследственности, о котором мы говорили выше, тесно связанному с Х- (или Z-) хромозомой, присоединяется и другой: через У- (или W-) хромозому, особенностью которого является наследование только по одной (мужской, а если через W-, то женской) линии. Можно думать, что скоро такие же случаи станут известны и у других организмов.[1]

Все эти факты не могут не служить хорошим доказательством мысли, что «данные исследования хромозом, с одной стороны, и эксперименты менделистического характера, с другой, находятся в полной гармонии друг с другом, представляя из собя лишь две различных точки зрения на один и тот же предмет» (Гольдшмидт).

Однако, как ни интересно совпадение данных эксперимента и цитологии относительно наследования пола и связанных с полом признаков, дело идет при этом все же лишь об одной паре хромозом и об ограниченной группе особенностей. Возможно ли придавать этим данным более общий характер? Еще в 1909 году Гэккер писал, что «между конъюгацией гетерохромозом у клопов и явлениями расщепления у горохов и мышей еще лежит обширная область неясностей и произвольных толкований». Теперь эта область может считаться совершенно ликвидированной благодаря работам Моргана и его школы над мухами из рода Drosophila, к которым мы перейдем в следующей главе.

---

[1] В последней главе мы увидим, что такой же способ наследования вероятен и для человека.

ГЛАВА VIII.

Закон Моргана.

Гаметическая корреляция. — Работы школы Моргана над дрозофилой. — Группы сцепления, перекрест хромозом, карты хромозом. — Теория тождественных мест. — Хромозомальные аберрации. — Закон Моргана и его отношение к закону Менделя. — Группы сцепления у других организмов.

Нам приходилось уже упоминать про явления «сцепления» факторов, когда речь шла о летальных факторах, и про «отталкивание» их — при разборе некоторых случаев ограниченной полом наследственности Подобные случаи, которые отнюдь не составляют большой редкости, можно объединить в одну категорию явлений, известную под именем гаметической корреляции и открытую Бэтсоном и Пённеттом еще в 1908 г. (3).

Под именем корреляции понимают, как известно, взаимную связь каких-нибудь двух явлений или признаков друг с другом. В подобной тесной зависимости друг от друга находятся многие наружные признаки организма; нечто подобное удалось также подметить по отношению к его внутренним свойствам или генам, почему это явление и получило название гаметической корреляции. В качестве примера мы остановимся здесь на наследовании некоторых особенностей у душистого горошка (Lathyrus odoratus).

Выше было уже отмечено, что различие между цветовыми расами последнего зависит от трех факторов: комплемента C, фактора красного цвета R и фактора B, превращающего красный цвет в фиолетовый. Выше же был разобран случай скрещивания двух различных по своей наследственной структуре белых горошков, при котором все первое поколение получает фиолетовые цветы, а во втором происходит расщепление в отношении 27 фиолетовых, 9 красных и 28 белых (рис. 39).

Однако у этого растения имеются и другие факторы, вызывающие различие в других особенностях кроме окраски. Так, пыльцевые крупинки у одних рас горошка имеют удлиненную, у других круглую форму, при чем опыты скрещивания показывают, что эти две особенности составляют одну простую аллеломорфу. Удлиненная форма пыльцы представляет доминирующий признак и, с точки зрения гипотезы присутствия-отсутствия, вызывается присутствием особого фактора L, круглые пыльцевые крупинки возникают при его отсутствии, т.-е. такие горошки являются ll. Другой подобный фактор E отражается на форме так называемого паруса (наиболее крупного лепестка) в цветке горошка; если этот фактор имеется,

то возникает доминирующая особенность — обыкновенный прямой парус, при его отсутствии получается рецессивный признак — парус, загнутый в виде капюшона (рис. 73).

Предположим теперь, что в разобранном выше скрещивании двух белых горошков, дающих окрашенное потомство, одна из исходных форм отличается от другой формой пыльцы или же строением паруса цветка. Очевидно, все формы первого поколения будут иметь в этом случае доминирующее свойство, т.-е. или удлиненные пыльцевые крупинки или прямой парус. Во втором поколении по отношению к данной особенности должно произойти обычное моногибридное расщепление, и каждая группа различно окрашенных горошков (фиолетовые, красные, белые) распадется на две группы форм с доминантной и рецессивной особенностью в отношении 3 : 1. Благодаря этому как среди фиолетовых, так и среди красных, а точно так же среди белых горошков должно появляться в три раза больше форм с удлиненной пыльцой, чем с круглой, и в три раза больше растений с прямым парусом, чем с загнутыми в виде капюшона.



Рис. 73. Душистый горошек (Lathyrus odoratus): a—загнутый в виде капюшона парус, b—прямой парус.—По Бэтсону из Баура.

Однако в действительности Бэтсон и Пённетт наблюдали во втором поколении несколько иные отношения. При скрещивании двух белых горошков, различавшихся формой пыльцы, нормальное расщепление (3 : 1) по отношению к этому признаку наблюдалось во втором поколении лишь среди белых горошков. Среди фиолетовых форм наблюдалось излишнее количество экземпляров с удлиненной пыльцой, и их отношение к экземплярам с круглой пыльцой равнялось приблизительно отношению 12 : 1. Наоборот, среди красных горошков растений с круглой пыльцой было больше, и отношение удлиненных и круглых было здесь приблизительно равно 1 : 3.

Мы знаем уже, что, согласно гипотезе присутствия-отсутствия, фиолетовый или пурпуровый цвет зависит от присутствия фактора B, красный же цвет возникает при его отсутствии. Получается впечатление, будто между этим фактором и фактором удлиненной пыльцы L имеется своего рода положительная корреляция: в гаметах, где присутствует один, появляется и другой, а если нет B, то в большинстве случаев нет и L. Бэтсон назвал это явление *гаметическим сцеплением* (gametic coupling), предположив, что между подобными генами существует своего

рода притяжение, почему гибриды производят большею частью такие гаметы, которые или имеют оба этих фактора или же лишены обоих.

Совершенно иные отношения наблюдаются во втором поколении подобных горошков, если исходные формы отличались формой паруса. У растений, имеющих фиолетовые и белые цветы, отношение цветов с прямым парусом к цветам с загнутым нормальное, т.-е. первых в три раза больше, чем вторых. Однако у красных горошков наблюдается лишь прямая форма паруса, и растений с загнутым капюшоном не попадается почти совершенно.

Красный цвет, согласно гипотезе присутствия-отсутствия, зависит от отсутствия фактора В, прямая форма паруса вызывается присутствием фактора Е; следовательно, красные горошки с прямым парусом являются bbEE. Бэтсон предположил, что в этом случае отрицательной гаметической корреляции происходит отталкивание генов В и Е друг от друга (gametic repulsion), так что у гибрида образуются, главным образом, такие гаметы, в которых нет или одного из этих факторов или другого, вместе же в одной гамете последние почти не попадаются.

Если скрестить чистые гомозиготные горошки фиолетовый и загнутый капюшоном с красным и прямым, то мы получим в первом поколении лишь фиолетовые формы с прямым парусом, во втором же можно ожидать расщепления на 9 фиолетовых и прямых, 3 фиолетовых загнутых, 3 красных прямых и 1 красный и загнутый. В действительности красных горошков с загнутым парусом не образуется вовсе, отношение же остальных групп иное, именно на 2 фиолетовых и прямых приходится 1 красный и прямой и 1 фиолетовый и загнутый. Получается впечатление, будто это расщепление вовсе не дигибридное, а простое моногибридное (1 — 2 — 1), т.-е., что здесь две пары признаков наследуются как одна. Вот почему случай гаметического отталкивания был назван Бэтсоном еще и ложным аллеломорфизмом: благодаря подобной гаметической корреляции два различных признака сливаются как бы в один, почему на самом деле дигибридное расщепление принимает вид моногибридного.

Нетрудно видеть, что выражения «сцепление», «отталкивание» всецело основываются на гипотезе присутствия-отсутствия, которая носит теперь чисто формальный характер. Вот почему лучше пользоваться вместо этих выражений более общим — гаметическая корреляция, различая, где это нужно, случай положительной корреляции (между двумя доминирующими или двумя рецессивными признаками) и случаи отрицательной корреляции (между одним доминирующим и другим рецессивным). Чем однако объясняется это явление?

Бэтсон и Пённетт выдвинули для объяснения гаметической корреляции теорию, которая носит название теории умножения (reduplication theory) и развита ими в их позднейшей статье, появившейся в 1911 году (6).

Согласно последней, как случай «сцепления генов», так и случай «отталкивания» их представляют из себя явления одного порядка и вызываются одной и той же причиной. Последняя заключается отнюдь не в самых генах, а в том, что при этом разные сорта гамет у гибридов

развиваются не в равном количестве, как в большинстве других случаев, а таким образом, что одних гамет получается больше, чем других. — Мы знаем уже, что у дигибрида AaBb возникает, согласно гипотезе Менделя, 4 сорта гамет — AB, Ab, aB, ab, при чем до сих пор принималось, что количество гамет каждого сорта является приблизительно одинаковым. Для объяснения гаметической корреляции, по Бэтсону и Пённету, необходимо допустить, что гамет AB и ab в одних случаях или Ab и aB в других образуется в несколько раз больше, чем двух других сортов, и от этого и возникают явления сцепления и отталкивания факторов, или ложного аллеломорфизма.

Для объяснения положительной гаметической корреляции (сцепления факторов) Бэтсон и Пённетт принимают, что гамет AB и ab образуется в несколько раз больше, чем гамет Ab и aB. Так, в случае горошков с удлиненной и круглой пыльцой для объяснения получающихся в опыте отношений необходимо принять, что количество этих двух сортов в 7 раз больше количества других:

$$BL : Bl : bL : bl = 7 : 1 : 1 : 7.$$

В самом деле, если скрестить горошек пурпурового цвета с удлиненной пыльцой (BBLL) с горошком красного цвета, у которого пыльца округлой формы (bbll), то во втором поколении получаются 4 группы форм: пурпуровые удлиненные (BL), пурпуровые круглые (Bl), красные удлиненные (bL) и красные круглые (bl), но не в нормальном отношении 9 : 3 : 3 : 1, а в другом, необычном, именно 11 : 1 : 1 : 3. Чтобы объяснить последнее отношение, примем, что гибриды первого поколения образуют 4 обычных сорта гамет, но в указанном выше отношении BL : bl : Bl : bL = 7 : 7 : 1 : 1. Если мы построим теперь решотку Пённетта, разделив ее уже не на 16, а на 256 квадратов, что требуется новым соотношением гамет [1], и выведем все получающиеся при их встрече друг с другом различные формы, то в результате мы получим: форм типа BL—177, форм типа Bl—15, форм типа bL—15 и, наконец, форм типа bl—49. Приняв наименьшую цифру 15 за единицу, приводим это отношение к другому:

$$BL : Bl : bL : bl = 177 : 15 : 15 : 49 = 11{,}80 : 1 : 1 : 3{,}26.$$

Совпадение с полученным в опыте отношением (11 : 1 : 1 : 3), конечно, здесь достаточно полное даже без вычисления средней ошибки.

Другие случаи положительной гаметической корреляции, или сцепления факторов, как показали исследования Бэтсона, Пённетта и ряда других авторов, также хорошо объясняются при допущении, что у гибрида умножается число гамет, содержащих оба фактора или не содержащих ни одного (AB и ab). Это умножение может происходить в различное число раз: 3, 7, 15, 63 и т. д.

---

[1] Мы не помещаем здесь этой решотки, так как она заняла бы слишком много места, между тем читатель сам без труда построит ее. На сторонах данного квадрата должны быть следующие сочетания букв: BL, BL, BL, BL, BL, BL, BL, Bl, bL, bl, bl, bl, bl, bl, bl, bl.

Что касается до другого разобранного нами выше случая этого рода—отрицательной гаметической корреляции, или отталкивания факторов, то Бэтсон и Пённетт показали, что это явление хорошо объясняется при допущении такого же умножения гамет, но уже содержащих лишь по одному фактору (Ab и aB). После разобранного выше случая было бы излишне и здесь выводить получающиеся при этом результаты при помощи решотки Пённетта. Заметим лишь, что в случае отрицательной гаметической корреляции наблюдаются часто те же цифры 3, 7, 15, 31 и т. д., как и при сцеплении факторов. В частности, для объяснения того случая, с которым мы имели дело раньше (белые горошки с прямым и загнутым парусом), нужно принять у гибрида между ними следующее соотношение гамет:

$$BE : Be : bE : be = 1 : 127 : 127 : 1,$$

которое вполне объясняет почти полное отсутствие в F_2 красных горошков с загнутым парусом.

Однако было бы ошибочным думать, что умножение гамет при гаметической корреляции возможно лишь в указанных здесь отношениях, представляющих ряд 4n—1 (3, 7, 15, 31, 63, 127...). Вскоре Баур (7) описал у Antirrhinum случай, который требует допущения умножения гамет в отношении 4 : 1 : 1 : 4; затем были найдены еще иные отношения, например, 6 : 1 : 1 : 6 или 2 : 1 : 1 : 2 и т. д.

Приведем, в заключение, из книги Баура две таблицы, показывающие, как изменяется благодаря умножению гамет нормальное отношение 9 : 3 : 3 : 1 в случаях положительной и отрицательной гаметической корреляции.

Положительная гаметическая корреляция.

Отношение гамет у особей F_1				Отношение в F_2 особей типа			
AB	Ab	aB	ab	AB	Ab	aB	ab
1	1	1	1	9	3	3	1
2	1	1	2	22	5	5	4
3	1	1	3	41	7	7	9
4	1	1	4	66	9	9	16
5	1	1	5	97	11	11	25
6	1	1	6	134	13	13	36
7	1	1	7	177	15	15	49
8	1	1	8	226	17	17	64
9	1	1	9	281	19	19	81
10	1	1	10	342	21	21	100
20	1	1	20	1282	41	41	400
30	1	1	30	2822	61	61	900
40	1	1	40	4962	81	81	1600
n	1	1	n	$3n^2+4n+2$	$2n+1$	$2n+1$	n^2

Отрицательная гаметическая корреляция.

Отношение гамет у особей F_1				Отношение в F_2 особей типа			
AB	Ab	aB	ab	AB	Ab	aB	ab
1	1	1	1	9	3	3	1
1	2	2	1	19	8	8	1
1	3	3	1	33	15	15	1
1	4	4	1	51	24	24	1
1	5	5	1	73	35	35	1
1	6	6	1	99	48	48	1
1	7	7	1	129	63	63	1
1	8	8	1	163	80	80	1
1	9	9	1	201	99	99	1
1	10	10	1	243	120	120	1
1	15	15	1	513	255	255	1
1	n	n	1	$2n^2+4n+3$	n^2+2n	n^2+2n	1

Из последней таблицы становится вполне ясно, почему Бэтсон охарактеризовал случаи отрицательной гаметической корреляции как «ложный аллеломорфизм». Действительно, при больших степенях ее, когда форма ab приходится свыше чем на 1000 других особей, она легко может быть просмотрена, а отношение 3 других типов чрезвычайно близко к отношению 1 : 2 : 1.

Мы говорили уже про голубых андалузских кур (см. стр. 90) и принимали вместе с Бэтсоном, что черная и белая курица этой породы являются доминантной и рецессивной формой простой аллеломорфы. На самом деле это случай ложного аллеломорфизма и, как показал Липпинкотт (49), здесь замешаны 2 пары факторов — R и r, E и e. Черная курица есть rrEE, белая — RRee, голубая — RrEe, а при расщеплении голубых, благодаря корреляции между R и e, r и E, вместо тригибридного отношения получается почти нормальное моногибридное — 2 RE : 1 Re : 1 rE. Точно также тесно сцеплены друг с другом в разобранных выше случаях факторы Y или W у мыши с соответствующими летальными факторами, которые обычно являются рецессивными.

Однако во многих других случаях из животного царства гаметическая корреляция между факторами далеко не так сильна: сюда относится, например, положительная корреляция между альбинизмом и красным цветом глаз (или между окраской шерсти и темными глазами) у грызунов и некоторые другие случаи, с которыми мы еще встретимся дальше.

Конечно, и в случаях гаметической корреляции наилучшим приемом для выяснения отношения друг к другу различных сортов гамет у гибрида является тот, о котором мы говорили выше, именно скрещивание такого гибрида с чисто рецессивной формой (см. стр. 105). Отношение полу-

чающихся при этом четырех сортов особей, если вообще их получено много, более или менее точно отвечает отношению друг к другу сортов гамет в F_1.

Таким образом, теория умножения гамет хорошо объясняет все случаи гаметической корреляции, и основное положение Менделя о чистоте гамет остается при этом незыблемым. — От чего же, однако, зависит самое это явление умножения гамет? Этот вопрос долго оставался неясным, пока случаи гаметической корреляции не стали известны у мухи дрозофилы, которая, как мы знаем, послужила главным объектом для окончательного

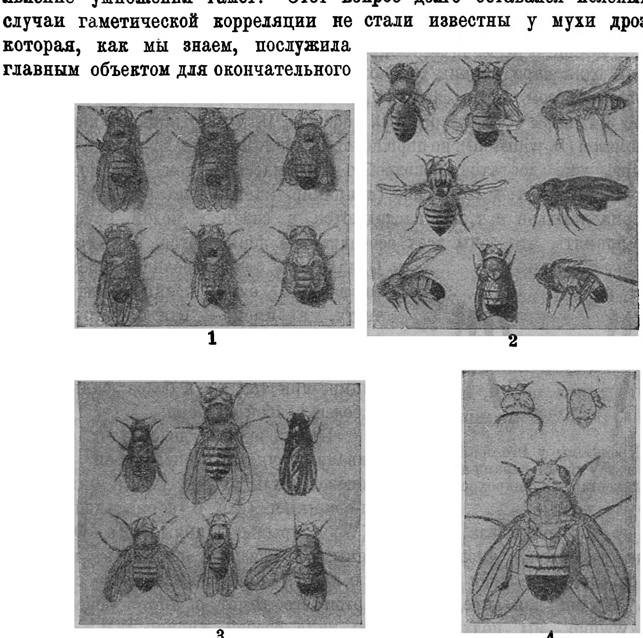


Рис. 74. Примеры мутантов Drosophila malanogaster, гены которых локализованы
1 — в половой хромозоме, 2 — во второй хромозоме,
3 — в третьей хромозоме, 4 — в микрохромозоме.
По Моргану из Гольдшмидта.

разрешения проблемы определения пола. Мы и должны обратиться теперь к исследованиям Моргана и его школы над дрозофилой и разобрать их более подробно.

Как мы уже говорили, мелкая плодовая муха Drosophila malanogaster (раньше ее называли Dr. ampelophila) наиболее интересна тем, что, начиная с 1910 года, она производит в лаборатории Моргана ряд новых форм, или мутаций, отличающихся от основной, или «дикой» формы самыми различными особенностями. Некоторые из этих мутаций изображены на рис. 74, общее же число их достигает в настоящее время 400, при чем

при скрещивании с дикой формой большинство подобных мутантов оказывается рецессивными, хотя некоторые из них имеют и доминантный характер. Благодаря обилию подобных новых форм наследственный состав как этих мутаций, так и основной формы дрозофилы можно изучить чрезвычайно подробно.

Про число хромозом у Drosophila melanogaster мы уже упоминали. Как показали исследования, главным образом, Метца (52), у этой формы имеются 4 пары хромозом (рис. 75): одна пара половых хромозом (X и X у самки, X и У у самца), две пары обыкновенных хромозом, или аутозом, и одна пара мелких микрохромозом. У других видов того же рода или число хромозом то же самое (D. simulans) или же аутозом несколько больше — 3,4 пары (D. obscura, D. funebris, D. virilis) или же нет совсем микрохромозом (D. willistoni), но пара половых хромозом типа XУ всегда имеется.

Выше уже достаточно подробно говорилось о том, что целый ряд особенностей мутантов Drosophila (например, многие цвета глаз и окраски тела, форма крыльев и т. п.) наследуются в связи с полом, почему приходится принять, что гены всех особенностей помещаются в X-хромозоме. Однако все эти особенности обнаруживают еще одну крайне интересную черту, а именно они обнаруживают друг с другом уже известное нам явление сцепления, или гаметической корреляции, при том то в более сильной, то в более слабой степени.

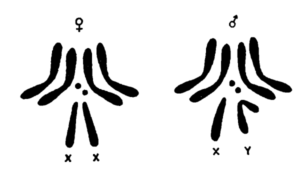


Рис. 75. Хромозомы у Drosophila melanogaster: между двумя парами аутозом пара рудиментарных микрохромозом.

Предположим, дело идет о скрещивании чисто рецессивной формы, имеющей белые глаза (w) и миниатюрные крылья (m), с нормальной дикой формой, у которой глаза красные (W) и крылья длинные (M). Оба этих признака относятся к числу наследуемых в связи с полом, и, так как данное скрещивание явно дигибридное, то мы в праве ожидать, что, скрестив гибрида WwMm для определения сортов его гамет с чисто рецессивной формой wwmm, мы получим четыре типа особей, именно WM — Wm — — wM — wm, в отношении 1 : 1 : 1 : 1, если между этими генами нет сцепления или отталкивания, т.-е. положительной или отрицательной корреляции. Однако на самом деле получается форм

с красными глазами	и длинными крыльями		33,5%
» » »	и миниатюрными крыльями . .		16,5 »
с белыми »	и длинными	»	16,5 »
» » »	и миниатюрными	» . .	33,5 »,

т.-е. вместо отношения 1 : 1 : 1 : 1 получается отношение, весьма близкое к 2 : 1 : 1 : 2, свидетельствующее о несомненном сцеплении этих генов. Другой пример: скрещивание мухи с желтым цветом тела (y) и белыми глазами (w) с дикой формой, у которой цвет тела серый (У), а глаза красные (W). Здесь при скрещивании полученного дигибрида WwУy

с чистым рецессивом также получаются 4 группы форм, но их отношение еще своеобразнее, а именно:

WY	Wy	wY	wy
49,5%	0,5%	0,5%	49,5%,

и это отношение свидетельствует о крайне сильном сцеплении между данными генами.

Отсюда приходится сделать чрезвычайно важный вывод: **если гены каких-либо особенностей помещаются в половой хромозоме, то они оказываются связанными друг с другом при наследовании гаметической корреляцией**, т.-е. обнаруживают известное сцепление.

Однако как показали дальнейшие исследования, наследование особенностей многих других мутантов Drosophila никакой связи с наследованием пола не обнаруживает: значит, гены их лежат не в половой хромозоме, а в каких-то других — скорее всего в аутозомах. При дальнейшем изучении этих особенностей выяснилось, что среди них наблюдаются две группы сцепления: например, ряд признаков наследуется сцепленно с черным цветом тела, а ряд других признаков обнаруживают сцепление с окраской тела цвета эбенового дерева; однако черный цвет и цвет эбенового дерева не сцеплены друг с другом и вообще члены каждой из таких групп сцепления обнаруживают при наследовании гаметическую корреляцию лишь друг с другом, а не с членами другой группы и не с ограниченными полом признаками.

Единственный вывод, который можно отсюда сделать, это что **каждая группа сцепленных друг с другом при наследовании признаков отвечает у дрозофилы определенной хромозоме**: гены ограниченных полом признаков лежат в X-хромозоме, гены особенностей, сцепленных с черным цветом тела, в одной аутозоме (ее называют условно 2-й хромозомой), гены особенностей, сцепленных с цветом эбенового дерева, в другой аутозоме (ее тоже условно обозначают третьей хромозомой). Приведем несколько примеров степени корреляции в пределах каждой из этих групп, при чем для суждения о ней здесь достаточно дать всего 2 величины — число гамет типов AB и ab и число гамет типов Ab и aB у получающегося дигибрида, выразив их в процентах.

Хромозомы	Особенности	Отношение гамет у дигибрида типов AB,ab	Отношение гамет у дигибрида типов Ab,aB
X	желтый цвет белые глаза	99	1
	белые глаза миниат. крылья	67	33
	желтый цвет рудимент. крылья	57	43

Хромозомы	Особенности	Отношение гамет у дигибрида: типов AB,ab	типов Ab,aB
2-я пара хромозом	черный цвет . . . недоразв. крылья	83	17
	недоразвитые и изогнутые крылья	92	8
3-я пара хромозом	цвета сепии . . . . . . розовые глаза	80	20
	розовые глаза . . . . . . цвета эбенового дерева	87	22

Мы говорили уже, что число различных особенностей, возникших у Drosophila мутационным путем, приближается к 400: из них согласно данным последней сводки Моргана и его сотрудников (60) в смысле локализации их генов на X-хромозому приходится около 150, на вторую хромозому около 110 и на третью около 115, при чем числа эти продолжают быстро увеличиваться. Что касается до описания этих форм, то, кроме общих сводок Моргана и его сотрудников (57, 59, 60), по связанным с полом факторам имеется работа Моргана и Бриджса (58), по генам второй хромозомы — Бриджса и Моргана (12) и по генам третьей хромозомы недавно появилась такая же сводка этих двух авторов (15).

Однако мы знаем, что у Drosophila melanogaster имеется еще четвертая пара хромозом, именно наполовину рудиментарные микрохромозомы — нет ли в них своих генов? Действительно, Мёллеру (61) и Ходжу (43) удалось найти два таких признака, которые взаимно сцеплены друг с другом и в то же время не обнаруживают сцепления с членами трех других групп, это, во-первых, изогнутость крыльев и, во-вторых, безглазость. Очевидно, гены этих особенностей помещаются в микрохромозомах, и малое развитие последних делает понятным, почему состав этой группы увеличился с 1915 года всего тремя членами.

Таким образом **локализация генов в одной и той же хромозоме вызывает между ними гаметическую корреляцию**, но от чего зависят различные степени последней — почему, если дело идет, скажем, о белых глазах и миниатюрных крыльях, нормальное отношение гамет у дигибрида 1 : 1 : 1 : 1 превращается в отношение 2 : 1 : 1 : 2, а если замешаны тот же цвет глаз и желтый цвет, получается отношение 99 : 1 : 1 : 99? Бэтсон и Пеннетт, как мы видели выше, предложили для объяснения этого свою теорию умножения гамет, но нельзя ли дать и здесь более глубокое, т.-е. чисто хромозомальное объяснение?

Для объяснения этого Морган еще в 1911 году (55) предложил гипотезу, согласно которой гены занимают в хромозомах строго определенное положение, будучи расположены в линейном порядке, и в силу этого между хромозомами каждой пары во время их конъюгации друг с другом

происходит обмен частицами, в результате которого кроме двух первоначальных сортов хромозом получаются два новых, состоящих наполовину из частиц одной хромозомы и наполовину из частиц другой, т.-е. имеющих промежуточный характер, а это приводит к появлению 4 сортов гаемт. Эта точка зрения была развита Стертевантом (75, 76), а затем Морганом и его другими сотрудниками в стройную теорию, детали которой отличаются, быть может, некоторой сложностью, но основная мысль чрезвычайно проста и ясна.

В основу всех этих построений Моргана им были положены наблюдения Янссенса над отношениями хромозом при сперматогенезе у некоторых земноводных (44). Янссенс (а за ним и некоторые другие исследователи) наблюдал, что во время периода роста семенных клеток те тонкие нити, в которые при этом соединяются их хромозомы, переплетаются друг с другом, при чем гомологичные друг другу хромозомы соединяются в это время друг с другом крест-на-крест в виде греческой буквы χ (хи) и затем расходятся, расщепляясь во время этого процесса вдоль. В этом и состоит сущность так называемой теории хиазмотипии Янссенса, которая вызывала в цитологической литературе оживленный обмен мнений.

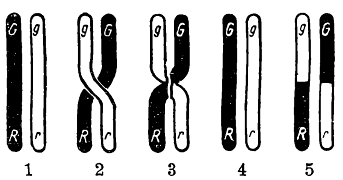


Рис. 76. Схема перекреста хромозом. — Из Бэбкока и Клауссена.

Принимая теорию Янссенса, Морган предполагает, что этот **перекрест хромозом** (crossing over), как он его называет, и обмен между ними частицами и является причиной гаметической корреляции. В самом деле, очевидно, что, не будь обмена частиц между хромозомами, все признаки, гены которых помещаются в одной паре хромозом, согласно изложенному выше, должны были бы наследоваться как одно свойство, т.-е. по типу моногибридного расщепления, а дигибридное возникало бы только там, где гены локализованы в различных парах хромозом (ср. наши рис. 57 — 60 на стр. 151). На самом деле осебенности, гены которых содержатся в гомологичных хромозомах, тоже обнаруживают дигибридное расщепление, правда, всегда осложненное гаметической корреляцией. Это становится возможным всецело благодаря процессу перекреста хромозом и обмена ими частицами еще до наступления настоящей редукции.

Предположим, дело идет о двух парах признаков Drosophila, локализованных в одной хромозоме: G и g и R и r (рис. 76). Каждый из них помещается в определенной точке хромозомы, при чем g занимает положение, точно отвечающее G, а r — положение, отвечающее R. Гибрид между формами GR и gr, т.-е. форма строения GgRr, получает, как мы знаем, одну хромозому от матери, другую от отца — на рис. 76 одна из них с доминирующими генами обозначена черным цветом, другая с рецессивными — белым (1). Если перекреста между этими хромозомами не произойдет (что очень часто бывает), возникнут 2 сорта гамет — GR

и gr, так как каждая хромозома попадает в один сорт гамет, и такие гаметы Морган называет неперекрещенными.

Однако обычно рядом с этим происходит и перекрест хромозом по типу хиазмы Янссенса, как мы видим это на рис. 76 — 2 и 3. В результате его одна хромозома уносит часть другой, отдавая ей свой соответствующий отдел, и получаются хромозомы промежуточного типа (5), которые дают начало двум другим сортам гамет — gR и Gr, при чем такие гаметы Морган называет перекрещенными.

Нетрудно видеть, что в приведенных выше примерах гаметы типов AB и ab являются неперекрещенными, а типов Ab и aB — перекрещенными. От чего же зависит различное соотношение тех и других? Согласно Моргану и Стертеванту, это отношение перекрещенных к неперекрещенным гаметам или, лучше, процент перекреста, т.-е. отношение перекрещенных гамет к общей сумме всех получающихся гамет, зависит от расстояния между двумя данными факторами в хромозоме. Таким образом, чем дальше лежат в хромозоме два гена друг от друга, тем число перекрещенных гамет становится больше, и, если последнее приближается, как это иногда бывает, к 50%, то гаметическая корреляция становится совсем слабой и мало отличающейся от полного отсутствия ее, когда гены лежат в различных хромозомах. Если, наоборот, гены лежат очень близко друг к другу, то число перекрещенных гамет падает до 1% общего числа (см. выше желтый цвет и белые глаза), т.-е. два свойства наследуются уже почти как одно, и очень трудно бывает подметить, что расщепление является и здесь дигибридным. Наконец, если гены локализованы в одной точке хромозомы, то, несмотря на явления перекреста, эти гены никогда не могут разойтись друг от друга и наследуются всегда как один признак, т.-е. получается та совершенно полная гаметическая корреляция, о которой мы говорили выше — например, между факторами Y и W у мышей и летальными факторами, убивающими соответствующие гомозиготы, и т. п.

Является ли, однако, эта идея о линейном расположении генов в хромозомах и об известных расстояниях между ними только гипотезой, или же здесь возможна проверка ее чисто опытным путем? — Подобная проверка вполне возможна именно потому, что дело идет о линейных отношениях, и притом очень простым путем. В самом деле, раз три гена расположены по одной линии, в ее точках A, B и C, то, зная расстояние между A и B, с одной стороны, и между B и C — с другой, можно сразу предсказать и расстояние между A и C, которое, очевидно, может быть равно или сумме или разности двух предыдущих, в зависимости от того, помещается ли точка C между A и B, или за одной из них, т.-е.

$$AC = AB \pm BC.$$

Определяя же это расстояние, мы тем самым предсказываем процент перекреста между геном A и геном C, который легко можно проверить чисто опытным путем.

Выше упоминалось, например, что процент перекреста между генами желтого цвета и белых глаз (AB) = 1, эта же величина между генами белых глаз и миниатюрных крыльев (BC) = 33, отсюда заключаем, что процент перекреста между генами желтого цвета и миниатюрных крыльев (AC) = 33 ± 1, и, действительно, он довольно близок к 34. — Другой пример: выше были даны наблюдающиеся в опыте величины для процента перекреста между факторами черного цвета и недоразвитых крыльев (17) и для факторов недоразвитых крыльев и изогнутых крыльев (8), отсюда без труда заключаем, что расстояние или процент перекреста между факторами черного цвета и изогнутых крыльев может равняться 17 ± 8, и действительно, оно близко к 25.

«В возможности предсказывать результаты и заключается лучшее доказательство линейного расположения генов», — говорит Морган, и с этим заключением трудно не согласиться. К тому же подобное чисто геометрическое представление всех этих сложных отношений крайне облегчает их понимание и позволяет ориентироваться во многих еще более трудных вопросах, чего одного достаточно, чтобы признать гипотезу Моргана и Стёртеванта вполне приемлемой и чрезвычайно плодотворной.

На основании громадного количества произведенных ими скрещиваний Морган и его сотрудники могли еще в своей книге 1915 года (57) дать диаграмму, изображающую локализацию наилучше исследованных генов во всех 4 хромозомах Drosophila melanogaster, на которой нанесены расстояния каждого из них от точки, принятой за нулевую. Эта диаграмма приведена вместе с объяснениями к ней на нашем рис. 77, но во многом является уже устаревшей, что, однако, лишено для нас особенно большого значения, так как детали ее не представляют здесь особенного интереса. На более подробной диаграмме, приложенной к последней сводке Моргана и его сотрудников, для 3-й хромозомы указываются уже 38 пунктов вместо тех 6, которые отмечены на рис. 77, что наглядно свидетельствует о быстром росте всех сведений по данному вопросу.

Однако неправильно было бы думать, что явления перекреста протекают так просто, как было изложено нами выше, и нередко здесь замечаются большие осложнения. Например, кроме простого перекреста, о котором мы уже говорили, бывает двойной перекрест, когда гены лежат довольно далеко друг от друга и хромозомы перекрещиваются между ними не один раз, а дважды — в двух местах. Подобный двойной перекрест изображен на нашем рис. 78 (верхний ряд — II), и на нем же мы видим (нижний ряд) те сорта хромозом, которые возникают там, где это явление имеет место: неперекрещенные (A), перекрещенные по типу простого перекреста (B и C) и перекрещенные по типу двойного перекреста (D) — им отвечают, конечно, и 8 различных сортов гамет.

Детали этого процесса отличаются некоторой сложностью, как и некоторые другие стороны явления перекреста хромозом, почему мы не будем их совсем излагать. Важно лишь отметить, что благодаря двойному пере-

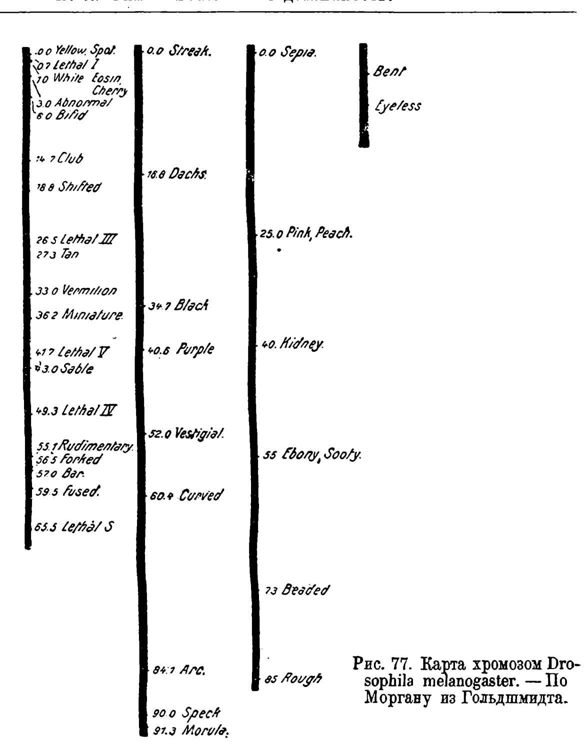


Рис. 77. Карта хромозом Drosophila melanogaster. — По Моргану из Гольдшмидта.

1 (половая) хромозома

abnormal . . изменение заднего конца брюшка
bar . . . . лентовидные глаза
bifid . . . . расщепленные крылья
cherry . . . вишневый цвет глаз
club . . . . нерасправленные крылья
eosin . . . эозиновый цвет глаз
forked . . . вильчатые щетинки
fused . . . слитые крыловые жилки
lethal I—V . летальные факторы
miniature . . уменьшенные крылья
rudimentary . рудиментарные крылья
sable . . . . черный цвет тела
spot . . . . пятно на брюшке
tan . . . . желто-бурый цвет тела
vermillion . . киноварные глаза
white . . . белые глаза
yellow . . . желтый цвет тела

2 хромозома (1-я аутозома)

arc . . . . . изогнутые крылья
black . . . . черный цвет тела
curved . . . . изогнутые крылья
dachs . . . . . ноги, как у таксы
morula . . . . особое расположение фасеток глаз
purple . . . . пурпуровый цвет глаз
speck . . . . . пятно на груди
streak . . . . полоса на спине
vestigial . . . . зачатки крыльев

3 хромозома (2-я аутозома)

beaded . . . . изменение края крыла
ebony . . . . эбеновый цвет тела
kidney . . . . почковидные глаза
peach . . . . . персиковый цвет глаз
rough . . . . особое расположение фасеток глаз
sepia . . . . . глаза цвета сепии
sooty . . . . . тело цвета сажи

4 хромозома (микрохромозома)

bent . . . . . изогнутые крылья
eyeless . . . . безглазая форма

кресту, как видно хорошо на рис. 78, получаются хромозомы с таким же расположением двух пар удаленных друг от друга генов (v и V, B′ и Ƅ′ на рисунке), как и в неперекрещенных хромозомах (ср. D и A). Так как в обстановке опыта заключающие их гаметы приходится присчитывать к неперекрещенным, то число последних искусственно увеличивается, а процент перекреста становится меньше истинного.

В силу этого нередко бывает, что если гены A, B, C лежат друг за другом, при чем A и C довольно далеко удалены один от другого, то ожидаемое расстояние AC оказывается несколько меньше суммы AB + BC. Так, по рисунку 77 видно, что расстояние в половой хромозоме от фактора желтого цвета до фактора рудиментарных крыльев 55, и это совершенно правильно, так как она получена из суммирования расстояний между промежуточными генами, но наблюдаемый в опыте процент перекреста между ними всего 43. Последнее всецело объясняется явлением двойного перекреста и присчитыванием получающихся во время него гамет к числу неперекрещенных.

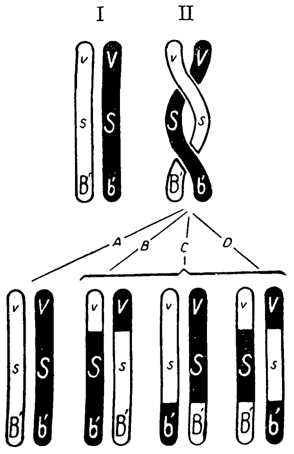


Рис. 78. Схема двойного перекреста хромозом в случае тригибридного скрещивания: I — хромозомы до перекреста, II — двойной перекрест и получающиеся при этом сорта хромозом (A, B, C, D). — Из Бэбкока и Клауссена.

Еще большее сокращение истинного расстояния между двумя генами имеет место там, где они занимают противоположные концы хромозомы. Вот наиболее крайний пример этого рода. На одном конце 2-й хромозомы лежит, согласно новой схеме Моргана, ген звездовидного глаза, близ другого конца ген пятнистости. Если определить их расстояние друг от друга по маленьким участкам между ними, то получается цифра 104,4, цифра же для процента перекреста между этими двумя генами, полученная в опыте, раза в два меньше, именно 48,7. — Вообще, как отмечает Морган, чем дальше друг от друга гены, тем сильнее влияние двойного перекреста, в результате чего получаемые в опыте цифры для процента перекреста не превышают 50%, тогда как расстояния между генами могут быть и около 100.

Словом, наша формула

$$AC = AB \pm BC$$

справедлива лишь с некоторой поправкой, которую всегда можно учесть, и Морган предпочитает поэтому изменить ее таким образом, что AC равна не сумме или разности, а **функции** суммы или разности AB и BC:

$$AC = f(AB \pm BC).$$

*

Гальдан (38) дает еще более точное выражение, считая, что если m — процент перекреста между A и B и n — процент перекреста между B и C, то x — искомое расстояние между A и C — лежит между $m+n$ и $m+n-2mn$, будучи ближе к первой, если $m+n$ мало, и ближе ко второй, если оно велико. — Для нас важно здесь опять-таки не то или иное точное математическое выражение этой зависимости, а самый факт существования такой зависимости, которая современем будет облечена и в надлежащую математическую форму.

Нельзя не отметить, что процент перекреста не является совершенно неподвижной и постоянной величиной, а обнаруживает в некоторых случаях изменчивый характер [Говен (35)], при чем эта изменчивость стоит в связи с влиянием частью внешних, а частью внутренних факторов. По крайней мере Плаф установил несомненное влияние на эту величину температуры (65), хотя затем оказалось, что есть участки в хромозомах (и, значит, гены), на которых это влияние сказывается, тогда как на других оно совершенно незаметно (66). Влияние внутренних факторов на перекрест было впервые выяснено Стёртевантом, открывшим особые гены (так называемые «запиратели перекреста»), сильно влияющие на перекрест во 2-й хромозоме (78). Теперь подобные «запиратели» найдены и в других хромозомах.

В виду новизны всех этих вопросов многое здесь, конечно, еще неясно, хотя благодаря работе, главным образом, американских генетиков наши сведения о явлениях перекреста растут с удивительной быстротой. — Неясны причины и еще одного крайне интересного явления, именно, что у одних организмов перекрест имеет место у представителей обоих полов, а у других лишь у представителей одного.

Так, в частности у Drosophila у самцов совсем не наблюдается перекреста ни в половой хромозоме (что можно было бы еще объяснить), ни в других. Благодаря этому гены, лежащие в одной и той же хромозоме, обнаруживают полное сцепление друг с другом, каково бы ни было расстояние между ними, и наследуются поэтому всегда как одно свойство. — У шелковичной бабочки наблюдаются как раз обратные отношения: перекрест происходит у самцов и отсутствует у самок, а у ряда других форм (Primula sinensis, крысы и прямокрылое Apotettix) он свойствен обоим полам. В чем здесь дело, предстоит еще выяснить дальнейшим исследованием.

Едва ли нужно говорить, что теория линейного расположения генов и перекреста вызвала при своем появлении сильную критику, особенно со стороны сторонников теории умножения гамет [укажем, например, на обстоятельную статью Троу (80)], но из всех этих нападений она вышла без всякого урона для себя, так что может считаться теперь одним из существенных завоеваний современной генетики.

Из сделанных против теории Моргана и его сотрудников возражений следует отметить лишь одно интересное замечание Гольдшмидта (29). — Последний, как мы знаем, считает наследственные факторы энзимами, для которых хроматин служит как бы скелетом. Так вот, по мнению Гольд-

шмидта, фактическая сторона всех наблюдений школы Моргана доказывает лишь наличность сил, эффект которых может быть представлен в виде известных расстояний на прямой, но нет надобности придавать этому совершенно определенное представление пространственных расстояний между генами, а лучше считать переменные и постоянные перекреста за таковые же для законов адсорпции энзимов-генов. Против этих соображений уже выступил Стёртевант (77), указавший, что Гольдшмидт не считается с некоторыми фактами; точно так же Дженнингс (45) на основании чисто математического исследования отношений при перекресте приходит к заключению, что нет никакой другой теории, которая бы так хорошо согласовалась с известными на этот счет фактами, как теория линейного расположения генов. Несомненно, что, независимо от правильности последней, она чрезвычайно удобна и инструктивна, почему у нас нет никаких оснований отказыватся от этой точки зрения.

Открытия школы Моргана представляют выдающийся интерес и важны для учения о наследственности в нескольких отношениях. Во-первых, они проливают полный свет на загадочное до сих пор явление аллеломорфизма при помощи допущения, которое Морган и его сотрудники (57) удачно назвали теорией тождественных мест (identical loci).

В самом деле, отчего признаки соединяются всегда в аллеломорфы или пары? Мы знаем уже, что Бэтсон и Пённетт пытались объяснить это своей гипотезой присутствия-отсутствия. Однако, как мы видели выше, с последней совершенно несовместим случай множественных аллеломорф, которых становится известно все больше и больше у самых различных организмов (стр. 126). Согласно Моргану, явление аллеломорфизма объясняется гораздо проще, именно тем, что гены тех признаков, которые принадлежат к одной аллеломорфе (двойной или множественной — это безразлично), помещаются в идентичных точках хромозом. — Мы упоминали уже про одиннадцатерную аллеломорфу у Drosophila melanogaster, к которой относятся различные цвета ее глаз — белый, эозиновый, вишневый, коралловый и т. д.: все эти особенности имеют по отношению к гену желтого цвета (начальный в половой хромозоме) процент перекреста равный единице (вернее 1,5), что указывает на локализацию их генов именно в этом пункте Х-хромозом, отчего они и связаны друг с другом в одну общую аллеломорфу. Точно так же на нашей карте хромозом, изображенной на рис. 77, в точке 25,0 3-й хромозомы помещаются гены розового и персикового цветов глаз, образующих вместе с красным цветом глаз дикой формы тройную аллеломорфу, или в точке 55 той же хромозомы лежат гены двух черных цветов — сажи и эбенового дерева — и из них и серого цвета нормальной дрозофилы получается тоже тройная аллеломорфа. Напротив, в точке 0,0 3-й хромозомы лежит ген глаз цвета сепии или в точке 40,0 ее же ген почковидных глаз — других генов в этих точках, повидимому, нет, почему эти особенности образуют с особенностями дикой формы обычную двойную аллеломорфу.

Словом, Бэтсон и Пённетт представляли себе механизм мутационных изменений лишь в виде выпадения старого гена или прибавления нового, откуда и деление всех мутаций на регрессивные и прогрессивные. Напротив, по Моргану, при появлении какого бы то ни было нового изменения происходит какое-то тончайшее изменение в одном из пунктов хромозомы, вместо старого гена там возникает новый, но это изменение может происходить не один, а много раз, в самых различных направлениях, в результате чего и появляются множественные аллеломорфы. Так как доминирование признака или его рецессивный характер не есть что-либо особенно важное, и в множественных аллеломорфах одна и та же особенность является всегда и доминирующей и рецессивной, то тем самым падает и деление мутаций на прогрессивные и регрессивные.

Однако неправильно было бы думать, что механизм мутационной изменчивости у Drosophila melanogaster всегда сводится лишь к изменению одного какого-нибудь пункта в хромозоме. Напротив, рядом с этими изменениями только одного гена (трансгенация) возможны и более, так сказать, грубые изменения или в отдельной хромозоме или в их целом комплексе, которые приводят к появлению новых наследственных форм или мутаций. Эти изменения изучаются, главным образом, одним из сотрудников Моргана — Бриджсем, который и дал им название хромозомальных аберраций (14).

Мы знакомы уже с одним из примеров подобных аберраций, именно с нерасхождением хромозом, о котором подробно говорилось в предыдущей главе (см. стр. 174 и рис. 72). Точно так же появление интерсексов в опытах Бриджса, о чем тоже говорилось выше (см. стр. 179), объясняется хромозомальной аберрацией, так как те самки, которые давали интерсексов, имели всегда не диплоидное число хромозом (2n), а триплоидное (3n), т.-е. каждая из хромозом у них была представлена не двумя, а тремя элементами (как и аутозомы у самых интерсексов). Эта триплоидность, наблюдавшаяся и в некоторых других случаях, наравне с явлением нерасхождения хромозом может служить примером тех хромозомальных аберраций, при которых изменения совершаются во всем комплексе хромозом.

В качестве примера аберрации, отражающейся лишь на одной из хромозом, можно привести явление «недостаточности» (deficiency), также открытое и изученное Бриджсом (10). Сущность его в общих чертах сводится к тому, что однажды при скрещивании самца дрозофилы с лентовидными глазами (доминантный ген «bar», лежащий в X-хромозоме, — см. рис. 77) и самки с нормальными в этом отношении глазами получилось на 119 форм F_1, у которых глаза были лентовидные (как и следовало ожидать благодаря доминантному характеру гена «bar»), одна самка без этой особенности. Исследование этой формы путем получения от нее потомства показало, что тогда как все ее сестры имели строение Bb (доминантный ген «bar» от отца и рецессивный ген нормы — b — от матери), она сама имела строение — b, т.-е. ген лентовидного глаза

куда-то исчез. Дальнейшие опыты показали, что у этой же формы в той же половой хромозоме отсутствовала и точка, отвечающая гену вильчатых щетинок (forked), лежащему близко от гена лентовидных глаз (см. рис. 77 — ген «bar» на 57,0, ген «forked» на 56,5), тогда как точки, отвечающие другим близлежащим генам («rudimentary» и «fused» — см. карту на рис. 77), остались нетронутыми.

Таким образом, приходится признать, что в данном случае произошло своего рода выпадение или «недостаточность» целого участка половой хромозомы в области генов лентовидных глаз и вильчатых щетинок («forked-bar-deficiency»). Позже были открыты и другие случаи этого рода (напр. «vermilion-deficiency» и т. д.), при чем общей особенностью их является то, что подобная «недостаточность» отражается летальным образом на потомстве таких форм, особенно на самцах, которые получают всего одну такую определенную хромозому.

Весьма возможно, что летальные факторы, с которыми мы уже знакомы, возникают всегда в результате подобной «недостаточности» в известных хромозомах, хотя считать это окончательно доказанным всё же трудно.

Бриджсу удалось позже найти и полный антипод «недостаточности» в виде «удвоения» (duplication) известного участка хромозомы (11), но мы не будем останавливаться здесь уже на этих случаях. Ясно одно, что хромозомальные аберрации у дрозофилы во многом расширяют наше понимание причин мутационной изменчивости.

Однако как ни важны все эти открытия Моргана, Бриджса, Стёртеванта и других, еще более важна для учения о наследственности другая сторона сделанных ими открытий, именно разъяснение непонятных до того явлений гаметической корреляции.

В сущности последние совсем не укладывались в то обобщение, которое мы называем законом Менделя и которое находит свое выражение в степени двучлена $(3+1)^n$ или трехчлена $(1+2+1)^n$. Теперь же мы имеем и для явлений гаметической корреляции надлежащее обобщение, которое можно даже облечь в математическую форму, почему лично мы склонны думать, что последнее следует признать за особый закон — закон Моргана, как мы его и предлагаем назвать.

Закон Менделя может быть лучше всего охарактеризован как закон расщепления и независимости признаков. Закон Моргана есть закон сцепления и перекреста (law of linkage and crossing-over). Наилучшей формулировкой его пока являются, по нашему мнению, следующие слова Моргана:

«Если a, b и c представляют собою три гена, и если известны отношения сцепления между a и b и b и c, то отношение сцепления между a и c является функцией суммы или разности ab и bc» (59, S. 93 — 94).

Мы не сомневаемся, что в будущем этому закону удастся придать еще более точную и ясную математическую формулировку, но считаем

крайне важным выражать его именно в такой наиболее общей форме, без упоминания о хромозомах и т. п., так как истинные законы природы, позволяющие предсказывать явления и управлять ими, должны быть совершенно свободны от всего гипотетического и не наблюдаемого совершенно воочию в условиях опыта.

Следует сказать еще два слова об отношении этого закона Моргана к закону Менделя. Многие склонны думать, что открытие Моргана нанесло существенный удар, если не всему закону Менделя, то той части его, которую называют законом независимости признаков; однако это едва ли так, и во всяком случае мы не можем с этим ни в коем случае согласиться.

При всяком развитии науки бывает, что новые законности, не изменяя старых, вносят в них существенные дополнения и ограничения. Так, закон энтропии, или второе начало термодинамики, вносит существенную поправку в закон сохранения энергии, или первое начало, показывая, что энергия не всегда свободно обратима. Значит ли это, что закон сохранения энергии теперь не совсем правилен? Конечно, нет: он лишь дополняется законом энтропии — и только.

Таково же отношение друг к другу законов Менделя и Моргана, являющихся в наших глазах своего рода первым и вторым началом современного учения о наследственности. Закон Менделя говорит о независимом расщеплении различных пар признаков, и это справедливо, пока дело идет о таких особенностях, гены которых лежат в различных хромозомах. Если же этого нет, если мы сталкиваемся с наследственными свойствами, локализованными в одной хромозоме, на сцену выступает закон Моргана.

Что же является из этих двух возможностей более частым, а потому и более общим случаем? На этот счет не может быть тоже никаких сомнений. Drosophila melanogaster с ее 4 (в сущности с 3) парами хромозом является довольно редким случаем, а у большинства организмов гаплоидное число хромозом обычно больше десятка. Вот почему и случаи гаметической корреляции попадаются у них, как мы сейчас увидим, сравнительно редко.

Таким образом, закон Менделя стоит и теперь столь же прочно, как и раньше, и мы имеем лишь крайне важное дополнение к нему в лице того, что названо нами законом Моргана.

Нам остается теперь разобрать явление гаметической корреляции и группы сцепления у других организмов кроме Drosophila melanogaster. На первое место в смысле изученности в этом отношении должны быть поставлены другие виды рода Drosophila, также прилежно изучаемые в лаборатории Моргана и другими американскими генетиками. У многих из них в настоящее время установлено довольно большое число генов, распределяющихся по определенным группам сцепления.

Так, у Drosophila simulans с тем же числом хромозом, как у D. melanogaster, Стёртевант нашел 3 группы сцепления (79), по которым и рас-

пределяются около 40 генов, известных для этой формы. У D. virilis, имеющей 6 пар хромозом, Метц и его сотрудники установили приблизительно то же число генов, которые распределяются здесь по 6 группам сцепления (53). У D. obscura тоже с 6 парами хромозом пока найдено 5 групп сцепления, у D. willistoni, имеющей только 3 пары хромозом, 3 группы сцепления (60).

Для некоторых из этих форм теперь составляются такие же карты хромозом, как для Drosophila melanogaster и при этом получается интереснейший параллелизм между генами всех этих видов. Так, ген желтого цвета тела (y) занимает в X-хромозоме точку 0 у D. melanogaster и D. simulans, точку 62 у D. obscura и точку 42 у D. willistoni. Ген белого цвета глаз (w) занимает точку 1,5 у D. melanogaster и точку 68 у D. obscura. Ген киноварного цвета глаз (v) лежит у D. melanogaster в точке 33, у D. obscura в точке 14, у D. willistoni в точке 2,5 и т. д. Очевидно, для близких видов характерно и обладание тождественными генами, с чем мы уже познакомились при разборе факторов окраски у грызунов.

Среди других объектов больше всего данных о группах сцепления известно для некоторых растительных форм, имеющих сравнительно небольшое число хромозом. Так, у Lathyrus odoratus, на котором и было впервые открыто явление гаметической корреляции, имеется всего 7 пар хромозом. И вот в последней работе по генетике этой формы Пённетт (67) распределяет все известные для нее факторы по 8 группам сцепления, при чем, несомненно, две из них придется в будущем соединить в одну (напомним, что при наличии процента перекреста, близкого к $50^0/_0$, он почти не отличается от независимости признаков, между тем в трех группах у душистого горошка известно всего по одной паре факторов). Семь пар хромозом свойственно и гороху — Pisum sativum; для этой формы Веллензик в своей последней сводной работе (81) устанавливает 6 — 7 групп сцепления. У кукурузы с ее 10 парами хромозом известно пока только 7 групп сцепления [см. последнюю сводку Линдстрома для этой формы (48)].

Таким образом, для всех этих форм со сравнительно малым числом хромозом постулат Моргана, что число групп сцепления и число пар хромозом должно совпадать друг с другом, более или менее подтверждается современными данными.

Значительно хуже обстоит дело в этом отношении у форм, имеющих значительно бо̀льшее число хромозом, хотя бы они были сравнительно недурно изучены в смысле их наследственного состава. Например, согласно последним данным Пайнтера (63) у кролика 22 пары хромозом, и, вероятно, близкие числа свойственны и другим грызунам, так как у всех плацентарных млекопитающих он находил не меньше 40 хромозом в соматических клетках. Благодаря этому у грызунов долгое время была известна только одна группа сцепления, открытая еще в 1915 году Гальданом у мыши (37) и Кастлем у крысы (17) и изучавшаяся с тех пор рядом

авторов. В ее состав входят 3 пары генов: окраска — альбинизм (C — c), темные — красные глаза (R — r) и темные — розовые глаза (P — p). Точки для первых двух пар (C и R) лежат очень близко друг от друга (процент перекреста ниже 1%), почему альбиносы имеют почти всегда красные глаза, напротив, между этими двумя парами генов и генами P — p процент перекреста около 20%, почему не так трудно получить окрашенную форму с розовыми глазами. Совсем недавно Кастль описал наличие сцепления у кроликов между английской окраской и ангорским характером шерсти (18) — это будет только вторая группа сцепления из возможного числа, близкого здесь к 20.

Точно так же обстоит дело у многих других форм со сравнительно большим число хромозом. У многих пшениц, например, которым свойственна 21 пара хромозом, есть отрывочные указания на сцепление известных генов друг с другом, но говорить о группах сцепления еще не приходится. У человека с его 24 парами хромозом нам вообще не известно ни одного случая сцепления между генами.

Все эти данные показывают справедливость сделанного выше указания, что закон Моргана применим, главным образом, к формам с малым числом хромозом, где всегда есть шансы при дигибридном скрещивании столкнуться с генами, лежащими в одной хромозоме. Напротив, у всех форм с большим числом хромозом вероятность последнего очень невелика и у них закон Моргана может найти приложение только в исключительных случаях, а, напротив, начало независимости признаков сохраняет полную силу.

ГЛАВА IX.

Постоянно-промежуточная наследственность. Видовые гибриды.

Постоянные гибриды. — Вопрос о постоянно-промежуточной наследственности при скрещиваниях между расами. — Бесплодие видовых гибридов. — Реципрокные скрещивания. — Нерасщепляющиеся и менделирующие видовые гибриды. — Вопрос о существовании различных типов наследственности. — Скрещивания у энотер.

До сих пор мы совсем не касались вопроса, является ли менделистическая наследственность единственной в своем роде, охватывающей все относящиеся сюда явления, или же рядом с нею имеются и другие случаи наследственности, управляемые своими собственными законами. Вопрос этот настолько важен, что мы должны остановиться на нем более подробно.

Сам Мендель был далек от мысли приписывать открытым им законам универсальное значение. В своей первой работе он отмечает существование таких гибридов, которые остаются постоянными и размножаются, как чистые формы, без расщепления. В качестве примера последних он указывает на ряд форм, изученных в этом отношении Гэртнером (14) — Aquilegia, Geum, Dianthus (особенно гибрид D. armeria и D. deltoides, сохранивший в опытах Гэртнера постоянство до 10-го поколения) — и на гибридов видов ивы, изученных Вихурой (60).[1]

Дальнейшие опыты самого Менделя как будто подтвердили существование подобных постоянных гибридов. В своей второй работе, которой мы до сих пор не касались (35), он описывает результаты своих опытов над скрещиванием различных видов ястребинки ((Hieracium). Здесь получилось нечто совершенно противоположное тому, что он нашел раньше у горохов: первое поколение было чрезвычайно многообразно (быть может, благодаря гетерозиготности исходного материала), но во втором и в следующих поколениях гибриды отнюдь не расщеплялись, а сохраняли полное постоянство.

Однако новейшие исследования пролили совершенно иной свет на это явление. Датские ботаники Остенфельд (38, 39) и Розенберг (45), из кото-

---

[1] Новейшие исследования, как мы увидим дальше, показали, однако, что и в этих случаях имеется на самом деле расщепление, т.-е. менделистическая наследственность.

рых первый занялся экспериментальной, а второй цитологической стороной вопроса, выяснили, что у некоторых видов ястребинки образуются, кроме нормальных яйцеклеток с гаплоидным числом хромозом, требующих оплодотворения, еще яйцеклетки с диплоидным количеством хромозом, которые развиваются партеногенетически (апогамно). Таким образом, кроме полового, здесь возможно и другое размножение, подобное размножению при помощи почек, когда, конечно, не может быть и речи о расщеплении, и новый организм целиком сохраняет родительский тип. Вот отчего полученные Менделем гибриды Hieracium более не расщеплялись, чего, конечно, и не должно было быть при наличности этого способа размножения.

Тем не менее менделистическая наследственность первоначально не могла быть признана более, чем частным случаем, так как была слишком сильна уверенность в существовании других типов наследственности, управляемых иными законами. Сравнительно недавно в различных сводках по этим вопросам можно было встретить указания на существование трех самостоятельных типов наследственности, которые были установлены еще Гальтоном и долгое время пользовались широким признанием.—Гальтон (13) различал, во-первых, мозаичную наследственность (particulate inheritance), когда часть признаков получается от одного родителя, часть от другого; во-вторых, промежуточную наследственность (blending inheritance) — как при наследовании цвета человеческой кожи, и, наконец, исключительную наследственность (exclusive inheritance) — как при наследовании цвета глаз.

Последний из этих трех типов мы можем, конечно, без труда свести к менделистической или, как ее иногда называют, альтернативной наследственности. Мозаичная наследственность, как было отмечено уже нами выше (см. стр. 91), представляет из себя лишь частный случай менделистической наследственности, когда промежуточный характер первого поколения гибридов особенно выражен. Остается лишь промежуточная наследственность, или постоянно-промежуточная, как правильнее называть ее, потому что здесь центр тяжести лежит не в промежуточном характере гибридов, который может иметь место и при менделистической наследственности, а в их постоянстве, в отсутствии расщепления.

Итак, существует ли, кроме менделистической, и п о с т о я н н о - п р о м е ж у т о ч н а я н а с л е д с т в е н н о с т ь (или еще какой-нибудь иной ее вид), или же и последнюю можно в конечном итоге свести к открытым Менделем законам? Лет 15—20 тому назад утвердительный ответ на этот вопрос не вызывал у большинства никаких сомнений, и при этом обычно ссылались на случаи в роде описанных в свое время Гэртнером и Вихурой на Hieracium, окраску мулатов и т. д. Однако некоторые из подобных случаев при ближайшем исследовании оказались совершенно иными, относящимися к менделистической наследственности или требующими специального объяснения, и число случаев постоянно-промежуточной наследственности стало быстро падать. Характерно в этом отношении признание Дэвенпорта в его первой работе о наследственности у курицы (9): «Я при-

ступил к опытам, — говорит он, — с решительным предубеждением в пользу существования промежуточной наследственности..., но не нашел в действительности ни одного типично-промежуточного случая».

Попытку доказать существование постоянно-промежуточной наследственности по отношению к некоторым особенностям кроликов сделал в 1909 году в сотрудничестве со своими помощниками Кастль (3). Согласно данным этой работы, у кроликов по законам Менделя наследуется окраска, а по типу промежуточной наследственности — особенности, касающиеся размеров и вообще величины: размеры скелета, вес тела и длина ушей, исследованная в этом отношении наиболее подробно.

Для своих опытов Кастль пользовался, во-первых, особой породой кроликов с длинными висящими ушами (так называемые бараны) и, во-вторых, обыкновенными короткоухими кроликами. Длина ушей у первых превышает обыкновенно 200 mm (в среднем около 210 mm), у вторых колеблется от 100 до 115 mm (в среднем около 110). Первое поколение гибридов между этими двумя породами имело длину ушей промежуточного характера (уши длиною 140 — 170 mm, в среднем около 150 mm). Второе поколение в общем сохраняло характер первого, и хотя здесь иногда замечалась несколько бо́льшая ширина колебаний в длине ушей, но все же ее нельзя было истолковать как заметное приближение к длине ушей у исходных форм, в среднем же наблюдалась приблизительно та же длина ушей, как в первом поколении. При скрещивании гибрида первого поколения с одной из исходных форм получались особи с $^1/_4$ или $^3/_4$ крови длинноухой породы, и, сообразно с этим, длина ушей у них в среднем или опускалась до 125 mm или поднималась до 180 mm. Словом, здесь получалась как бы полная картина того, что должно быть при промежуточной наследственности.

Однако, против выводов Кастля выступил в специальной статье Ланг (29), который дал описанным выше явлениям совершенно иное объяснение, сведя их к случаю известной уже нам полимерии и применения принципа Нильссона-Эле (см. стр. 121).

Мы видели выше, что один внешний признак иногда зависит от нескольких внутренних однозначных факторов. Примем теперь, вместе с Лангом, что длина ушей у кроликов зависит от трех подобных факторов L_1, L_2 и L_3 таким образом, что при отсутствии всех их уши имеют наименьшую длину — 100 mm, а появление каждого из этих факторов у организма увеличивает длину ушей в среднем на 20 mm. Таким образом, кролик строения $l_1l_1l_2l_2l_3l_3$ будет иметь уши длиною в 100 mm, строения $L_1l_1l_2l_2l_3l_3$ или $l_1l_1L_2l_2l_3l_3$ — в 120 mm, строения $L_1L_1L_2L_2L_3L_3$ — в 220 mm и т. д., совершенно подобно тому, что установил Ист для числа рядов в початке кукурузы. — Очевидно, проделанное Кастлем скрещивание короткоухого и длинноухого кролика, с точки зрения этой гипотезы, может быть обозначено как $l_1l_1l_2l_2l_3l_3 \times L_1L_1L_2L_2L_3L_3$, и F_1 будет иметь строение $L_1l_1L_2l_2L_3l_3$, т.-е. длина его ушей должна быть около 160 mm, что и наблюдается в действительности. Относительно второго поколения подобных

гибридов выше было уже установлено, что здесь по отношению к числу факторов должно быть следующее расщепление:

$$\begin{matrix} 6 & — & 5 & — & 4 & — & 3 & — & 2 & — & 1 & — & 0 \\ 1 & & 6 & & 15 & & 20 & & 15 & & 6 & & 1. \end{matrix}$$

Таким образом, из общего числа 64 форм 50, т.-е. около 80%, будут иметь от двух до четырех факторов и обладать ушами длиною в 140 — 160 mm. При сравнительно малом числе кроликов, полученных в опыте, легко может случиться, что крайние члены ряда, приближающиеся к исходным формам, не будут получены вовсе, и второе поколение будет казаться повторением первого.

Таково положение вещей в том случае, если длина ушей зависит от трех однозначных факторов, но нет никаких причин, почему последних не может быть больше — например, четыре, пять, и в этом случае крайние члены ряда должны попадаться еще реже, и их еще труднее встретить среди сравнительно небольшого числа форм. Словом, раз нам известно явление однозначных факторов, вопрос о наличности промежуточной наследственности требует очень осторожного отношения, и, пока не получено очень большого числа форм второго поколения, не может быть и уверенности, что то, что кажется нам случаем промежуточной наследственности, не является на самом деле более сложным случаем наследственности менделистической. Именно таковы, по мнению Ланга, не только случай, исследованный Кастлем, но и многие другие, где описывалась промежуточная наследственность.

Взгляды Ланга скоро нашли себе подтверждение в ряде работ, констатировавших существование однозначных факторов у самых различных форм, о которых уже подробно говорилось выше (стр. 123). Особенно поучительны в этом отношении разобранные выше данные Пённетта и Байли о наследовании величины и веса у кур. Этот признак относится как раз к числу тех особенностей, которые по Кастлю у кроликов наследуются по типу постоянно-промежуточной наследственности. Однако в действительности, как мы видели выше, дело сводится здесь к четырем парам однозначных факторов, почему в данном случае так и трудно убедиться в наличности расщепления, которое все же имеет место и при наследовании этой особенности.

Классическим примером постоянно-промежуточной наследственности издавна считалось наследование цвета кожи при скрещивании различных человеческих рас, которое особенно хорошо можно наблюдать у мулатов — потомков белой и черной расы. Однако исследования Дэвенпорта, на которых мы более подробно остановимся в следующей главе, показали, что и этот случай сводится в конце концов на менделистическую наследственность при сравнительно малом числе однозначных факторов.

Что касается до случая, исследованного Кастлем, т.-е. наследования различных размеров у кроликов, то по его почину он был переисследован на бо́льшем материале его учеником Мэк Довеллем (34), и при этом удалось и здесь найти указания на наличность расщепления во втором поколении

гибридов, так как последнее отличалось значительно большей изменчивостью по сравнению с первым поколением, что, как мы уже знаем, чрезвычайно характерно для всех случаев расщепления, когда замешаны однозначные факторы. В своей позднейшей статье Кастль (4) вполне соглашается с тем, что во всех подобных случаях дело, действительно, может зависеть от присутствия однозначных факторов, хотя лично он не исключает возможности и другого объяснения, входить в рассмотрение которого мы, однако, не будем, так как теперь, повидимому, и сам автор не поддерживает более его (5).

Таким образом, мы в праве в настоящее время сказать, что нет ни одного случая скрещиваний между расами одного вида, где имела бы место постоянно-промежуточная наследственность, и, напротив, всюду при подобных скрещиваниях имеет место менделистическая наследственность. Однако таково положение вещей при скрещиваниях рас и разновидностей, но существуют еще гибриды между видами, и вопрос о типе наследственности, управляющем последними скрещиваниями, остается совершенно открытым. До сих пор мы вообще не касались видовых гибридов, почему и должны рассмотреть теперь их более подробно.

Приступая к изложению учения о скрещиваниях, мы указали уже, что старые авторы проводили резкое различие между скрещиваниями видов и рас одного вида, при чем продукты первых обозначались ими как гибриды или бастарды, а продуктам скрещивания рас и разновидностей присвоивалось наименование помесей или метисов. В настоящее время эта терминология оставлена, и названия гибрида, метиса и др. употребляются независимо от того, насколько близки друг к другу исходные формы. Тем не менее у видовых гибридов наблюдаются некоторые особенности, которые не встречаются у помесей между расами, что и оправдывает выделение вопроса о них в отдельную главу.

К числу подобных особенностей видовых гибридов, не встречающихся у помесей между расами, относится часто наблюдающееся у них бесплодие. — До сих пор мы ни разу не встречались с примером того, что помесь между двумя формами является бесплодной и не может давать дальше потомство, но случаи подобного рода не составляют редкости среди видовых гибридов, и прежде даже принималось обычно, что гибриды между видами бесплодны, тогда как метисы между расами плодовиты.

Ошибочность последней точки зрения видна из того, что степень бесплодия у видовых гибридов очень различна: если исходные виды очень близки друг к другу, то их гибриды вполне плодовиты, как помеси между расами; если исходные формы более далеки друг от друга, в их потомстве бесплоден один какой-нибудь пол (чаще мужской, но иногда и женский); наконец, у гибридов между очень далекими друг от друга видами совершенно бесплодны оба пола.

Примеров вполне плодовитых видовых гибридов известно в настоящее время довольно много: укажем на различные виды из родов Antirrhinum, Mirabilis, Dianthus, Triticum, Viola и многие другие из растительного царства,

с которыми мы будем иметь еще дело во время дальнейшего изложения, или на некоторых подобных же животных гибридов—между обыкновенным быком и зебу (Bos taurus и B. indicus), между бизоном и зубром (Bison americanus и B. bonasus), между некоторыми видами уток, фазанов, вьюрков и т. д.

Бесплодие одного пола гибрида при плодовитости другого является также очень распространенным явлением, при чем здесь возможны все переходы от случаев, когда бесплодие является скорее исключением, а плодовитость правилом (помеси между канарейкой и близкими к ней Fringillidae), через такие случаи, когда наблюдаются почти одинаково часто и бесплодные и плодовитые формы (помеси рогатого скота с гаялом, бизоном, зубром), до полного бесплодия одного пола (гибриды между пшеницей и рожью, курицей и фазаном). Во всех приведенных здесь примерах бесплодие касается мужского пола, но возможны и обратные отношения, когда бесплоден лишь женский пол, например, у гибрида Antirrhinum siculum $\times$ A. majus.

Вполне бесплодны в обоих полах гибриды между более далекими формами. Таковы, например, помеси между лошадью и ослом (мулы и лошаки), лошадью и зеброй (зеброиды), между редькой и капустой, некоторые гибриды из рода Digitalis и т. д.

Чем вызывается, однако, это бесплодие многих видовых гибридов? Ответ на это естественнее всего искать в данных цитологии, и, действительно, еще в 1904 году Гэккер (19) высказал гипотезу, согласно которой бесплодие гибридов вызывается скорее всего известными неправильностями во время процесса созревания их половых клеток, в частности отсутствием конъюгации между несходными друг с другом хромозомами, полученными от матери и от отца.

Первоначально эта гипотеза не нашла себе подтверждения в работах других исследователей процессов созревания половых клеток у различных гибридов. Тишлер (53), исследовавший ряд растительных гибридов, нашел во время созревания их половых клеток заметные изменения не в их ядрах, а в плазме, при чем последние вызываются, по его мнению, своего рода интоксикацией, происходящей от смешения различных родительских плазм и отражающейся сильнее всего на половых клетках гибрида. Полль (43), изучивший различные помеси у птиц, пришел к заключению, что сперматогенез и овогенез протекают у гибридов так же, как у чистых форм, но в случае бесплодия происходит остановка на одной из ранних стадий развития половых клеток, при чем, чем ближе друг к другу исходные формы, тем дальше идет сперматo- и овогенез у их гибридов. Однако более новые работы дали гипотезе Гэккера самое решительное подтверждение.

Сюда относится прежде всего исследование Федерлея над сперматогенезом у гибридов между различными видами бабочек из рода Pygaera (11). Он скрещивал друг с другом три вида последней (anachoreta, curtula и pigra) и получил в первом поколении промежуточных гибридов. Потомства от скрещивания двух последних получить не удалось, но оно получалось, если скрещивались такой гибрид и одна из исходных форм: полученное этим

путем второе поколение (вернее $F_1 \times P$) было довольно сходно с первым поколением. При изучении сперматогенеза как у исходных форм, так и у их гибридов удалось установить следующие важные факты. У помесей между двумя подобными видами диплоидное число хромозом, как и следовало ожидать, равняется сумме гаплоидных чисел обоих исходных видов.[1] Например, у гибрида между Pygaera curtula (гаплоидное число хромозом — 29) и P. pigra (гаплоидное число — 23) число хромозом в соматических клетках и в сперматогониях равно 52. В дальнейшем конъюгации хромозом у гибридов как будто совсем не происходит, и половые клетки их получают диплоидное число хромозом. Однако более внимательное исследование показало, что конъюгация здесь все же, повидимому, имеется, но распространяется лишь на небольшое число хромозом, остальные же хромозомы друг с другом совсем не конъюгируют. Так, во взятом нами примере 5 пар хромозом конъюгируют друг с другом, а остальные 42 хромозомы остаются простыми, почему и гаметы гибрида между P. curtula и P. pigra содержат в действительности не по 52, а по 47 хромозом. К этим чрезвычайно интересным данным мы еще вернемся во время дальнейшего изложения.

То же самое наблюдал и Донкастер при исследовании гибридов между двумя видами пядениц из подсемейства Bistoninae (10). Эти гибриды бесплодны, и в связи с этим у них конъюгации большинства хромозом не происходит, и она ограничивается лишь несколькими хромозомами. Как видно на нашем рис. 79, изображающем экваториальные пластинки сперматоцитов первого порядка, у этих гибридов имеется не 69 хромозом, как должно было бы получиться из 13 и 56 различных по величине хромозом обеих исходных форм, а только 64, так как пять пар хромозом конъюгировали друг с другом.

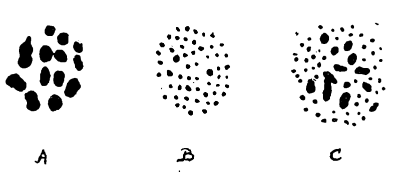


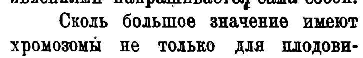
Рис. 79. Гарнитуры хромозом в экваториальных пластинках сперматоцитов первого порядка: A — Lycia hirtaria, B — Ithysia zonaria, C — их гибрида. — По Донкастеру.

Совершенно такое же почти полное отсутствие конъюгации между хромозомами наблюдал позже Федерлей (12) у видовых гибридов из рода бражников (Smerinthus). В растительном царстве подобное явление было впервые обнаружено Гаазе-Бессель (18) у видовых гибридов наперстянки Digitalis, а позже такие же факты были тщательно изучены у многих злаков особенно Саксом (47—49) и Кихарой (28). Гаплоидное число хромозом у мягких пшениц — 21, у твердых—14, у злака Aegilops cylindrica—тоже 14 и у ржи—7. Гибрид между мягкой пшеницей и твердой и гибрид между первой и Aegilops

[1] Вообще говоря, это является общим правилом для F_1 между формами с различным числом хромозом. Мы видели уже пример подобного рода у гибрида между расами аскариды (рис. 48); точно так же, когда Розенберг (46) скрестил два вида росянки — один с 40 хромозомами (n = 20), другой с 20 хромозомами (n = 10) — клетки тела у бесплодного гибрида между ними имели 30 хромозом и т. д.

имеет 35 хромозом, однако при образовании у них гамет у гибрида между мягкой и твердой пшеницей конъюгирует друг с другом 14 пар хромозом (т.-е. все от твердой с 14 от мягкой), а у гибрида между мягкой пшеницей и Aegilops конъюгирует только 6—7 пар хромозом. У гибрида между мягкой пшеницей и рожью число хромозом — 28, но при образовании гамет конъюгирует только 1 — 3 пары. Этим отношениям отвечает и плодовитость данных гибридов. — Наконец, упомянем, что Карпеченко (27), изучив цитологию совершенно бесплодных гибридов между редькой и капустой, убедился, что у них хромозомы совершенно не конъюгируют.

На основании этих данных приходится принять, что у видовых гибридов имеются различные степени отсутствия конъюгации хромозом при образовании их половых клеток. У одних форм часть хромозом еще конъюгирует, а другая нет, у других конъюгация хромозом вообще исчезает. В виду того, что и бесплодие имеет ряд различных ступеней, связь между обоими явлениями напрашивается сама собой.



Сколь большое значение имеют хромозомы не только для плодови-

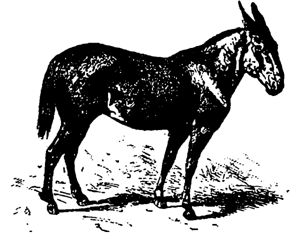


Рис. 80. Мул.—По Зеттегасту из Гольдшмидта.

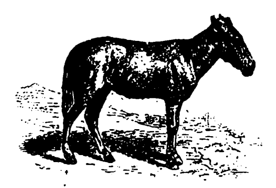


Рис. 81. Лошак—По Зеттегасту из Гольдшмидта.

тости, но и для возможности получения некоторых гибридов, показывает одна из работ Стёртеванта (52). Ему удалось скрестить Drosophila melanogaster с Drosophila simulans, но когда материнской формой был первый вид, получались лишь самки, а когда второй вид — почти сплошь самцы. Объясняется это тем, что эти гибриды оказываются жизнеспособными, лишь имея X-хромозому simulans, но даже в этом случае яйцевая плазма simulans оказывается несоединимой с X-хромозомой melanogaster. Заметим, что и у других форм известны случаи, когда от скрещивания двух видов получаются лишь самцы или лишь самцы и интерсексы, или, наконец, только интерсексы [наблюдения Гаррисона над Bistoninae (22)].

Кроме бесплодия в различных степенях, у видовых гибридов наблюдается еще одна особенность, обычно отсутствующая при скрещиваниях между расами. В последнем случае совершенно безразлично, кто является отцом гибрида, кто его матерью, так как при этом $A \times B = B \times A$. Мы можем формулировать это таким образом, что обратные (или, как говорят, реципрокные) скрещивания различных рас одинаковы. Немногие исключения из последнего правила относятся к случаям ограниченной полом

наследственности и разобраны нами в главе VII. Напротив, среди видовых гибридов реципрокные скрещивания нередко заметно отличаются друг от друга, т.-е. если отцовская форма относится к виду A, материнская

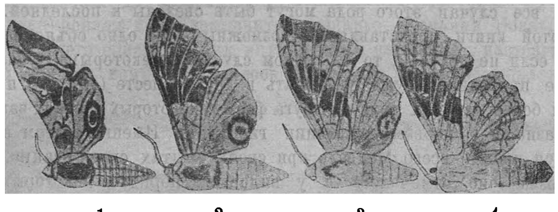


Рис. 82. Реципрокные гибриды у бабочек: 1 — Smerinthus ocellatus, 2 — Sm. populi ♀ × Sm. ocellatus ♂, 3 — Sm. ocellatus ♀ × Sm. populi ♂, 4 — Smerinthus populi. — Из Пржибрама.

к виду B, то получается гибрид C, если же отец — B и мать — A, то мы имеем уже несколько инуы форму — D.

Классическим примером подобного **различия реципрокных форм** у видовых гибридов являются помеси между лошадью и ослом — мул и лошак (рис. 80 и 81). Мул представляет из себя помесь между кобылой и ослом, и он по своему общему виду более походит на лошадь, но по другим особенностям стоит ближе к ослу. Лошаком называют продукт скрещивания ослицы и жеребца, при чем он стоит ближе к ослу, но имеет некоторые особенности (например, хвост) лошадиного типа. То же самое явление отмечалось в литературе и у помесей между лошадью и зеброй.

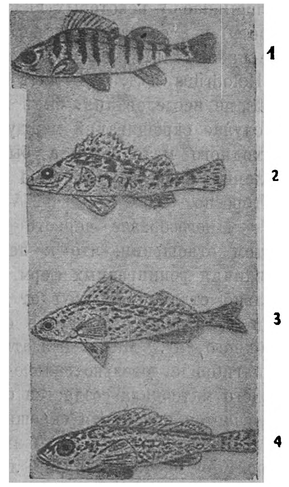


Рис. 83. Реципрокные гибриды у рыб: 1 — окунь (Perca fluviatilis), 2 — Perca fluviatilis ♀ × Acerina cernua ♂, 3 — Acerina cernua ♀ × Perca fluviatilis ♂, 4 — ерш (Acerina cernua). — По Каммереру из Пржибрама.

Чрезвычайно часто это явление встречается среди видовых гибридов у бабочек. Наш рис. 82 изображает гибридов между двумя бражниками — глазчатым и тополевым, при чем эти гибриды заметно различаются в зависимости от того, какая форма является матерью и какая отцом. Это же явление было подробно исследовано Штандфуссом (50) у представителей рода Saturnia (ночной павлиний глаз) и у некоторых других бабочек. Присуще оно, наконец, и некоторым другим формам кроме млекопитающих и насекомых, как показывает наш рис. 83, на котором изображены реципрокные гибриды между окунем и ершом.

*

Сущность отмеченного нами здесь явления гораздо менее ясна чем причины бесплодия видовых гибридов. В некоторых из этих случаев может, конечно, иметь место ограниченная полом наследственность, но едва ли все случаи этого рода могут быть сведены к последней. Лично автору этой книги представляется возможным еще одно объяснение, применимое если не ко всем, то во всяком случае к некоторым случаям.

Мне приходилось уже указывать в другом месте (40), что при скрещивании более далеких друг от друга форм в некоторых случаях замечается многообразие и в первом поколении гибридов. Именно с этим явлением столкнулся прежде всего Мендель при своих опытах скрещивания у Hieracium; позже оно отмечалось и у видовых гибридов некоторых других растений, например, у Digitalis, Rubus, Epilobium, Primula и т. д. То же самое было найдено некоторыми исследователями и при скрещивании видов в животном царстве: очень многообразно, например, первое поколение помесей при скрещивании канарейки с близкими видами из семейства Fringillidae, у некоторых видовых гибридов, относящихся к роду Acipenser (осетр) и к семейству живородящих рыбок Cyprinodontidae, наконец, такие же наблюдения имеются для гибридов между дождевыми червями Lumbricus и Helodrilus и т. д. — Дать объяснение этому явлению могут лишь дальнейшие исследования: быть может, здесь, как и при подобном же явлении в случае скрещиваний между расами, разгадка кроется в гетерозиготности исходного материала, а быть может, мы должны подыскать для этого явления какое-нибудь иное объяснение, но для нас сейчас это уже менее интересно.

Многообразие первого поколения некоторых видов гибридов важно в том отношении, что к нему могут быть сведены некоторые же случаи различия реципрокных форм. В самом деле, если гибриды вообще довольно сильно отличаются друг от друга, то легко может случиться, что один их тип преобладает в случае одного скрещивания, а другой в случае реципрокного ему. Может оказаться и так, что в обоих случаях скрещивания тип гибрида довольно сильно варьирует, но при исследовании сравнительно малого материала создается ошибочное впечатление, будто одна форма его получается при одном скрещивании, другая — при другом.

Именно такой случай имеет, повидимому, место у гибридов из семейства Equidae, т.-е. у мулов, лошаков и зеброидов. Мы говорили уже выше, что мул и лошак заметно отличаются друг от друга; однако это различие исчезает, если иметь дело с большим числом подобных форм. Известный зоотехник Вильсдорф (1912) на основании многолетнего опыта утверждает, что продукты скрещивания осла с лошадью чрезвычайно сильно варьируют, так что ему приходилось встречать среди таких гибридов как формы, приближавшиеся на 90% к типу лошади, так и формы, настолько же близкие к типу осла. К тому же результату пришел С. Натузиус на основании опытов в зоологическом саду университета в Галле; два полученных там гибрида — один мул, другой лошак, почти не отличающиеся друг от друга — изображены на рис. 84 и 85. В настоящее время некоторые

вообще считают, что различие между лошаком и мулом относится к области басен (33).

Что касается до зеброидов, то довольно большое число их получено Ф. Э. Фальц-Фейном в его знаменитом зоопарке «Аскания Нова». Мы не имеем подробного описания этих интересных и погибших в настоящее время форм, но всякий, кому приходилось видеть их лично, обращал внимание

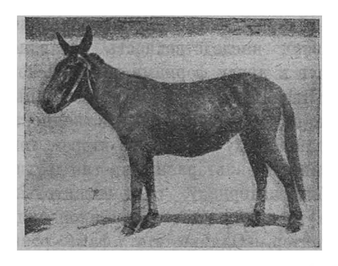


Рис. 84. Мул «Лота» из зоологического сада в Галле. — Из Плате.

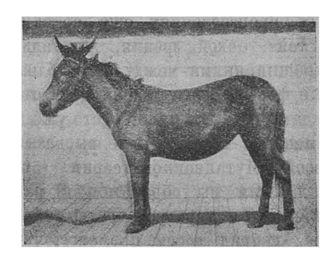


Рис. 85. Лошак «Мици» из зоологического сада в Галле. — Из Плате.

на чрезвычайное разнообразие в развитие у них полос и других особенностей рисунка и окраски, притом совершенно независимое от направления скрещивания (см. рис. 86, на котором у двух крайних зеброидов отец зебра, мать лошадь, а у двух средних наоборот). То же явление мне удалось констатировать и при исследовании черепов зеброидов (40).



Рис. 86. Зеброиды в «Аскания Нова». — Из Иванова.

Таким образом, различия между реципрокными скрещиваниями лошади и осла или лошади и зебры в сущности нет, и неправильное представление об этом создалось благодаря многообразию подобных гибридов. Применимо ли это объяснение и к другим подобным случаям, покажут будущие исследования. Во всяком случае, ограниченная полом наследственность и многообразие первого поколения гибридов могут объяснить хотя бы часть тех случаев, где описывалось различие между реципрокными формами.

Теперь мы должны вернуться к поставленному уже выше вопросу, каков тот тип наследственности, которому следуют видовые гибриды, — имеют ли здесь место те же законы, как при скрещиваниях между расами, или же наблюдаются иные отношения? Мы видели выше, что для скрещиваний между расами существование постоянно-промежуточной наследственности удалось опровергнуть, но она нашла себе затем другой приют: именно в случае скрещивания друг с другом различных видов. В некоторых произведениях еще сравнительно недавно можно было столкнуться с той точкой зрения, что альтернативная наследственность управляет скрещиваниями между более близкими друг к другу формами, а если исходные формы более далеки друг от друга, относятся, например, к различным видам, то здесь имеет место уже постоянно-промежуточная наследственность. Именно в таком смысле высказывался в 1903 году де-Фриз во втором томе своей «Мутационной теории» (56), а за ним это повторяли и многие другие.

Если мы обратимся к фактическому материалу, то, действительно, найдем в литературе чрезвычайно много указаний, что тот или иной видовой гибрид носит промежуточный характер. Однако этот факт ровно ничего не говорит о том типе наследственности, который имеет здесь место, раз мы знаем, что промежуточными могут быть и менделирующие гибриды. Необходимо найти данные, что тот или иной гибрид остается постоянным и в следующих поколениях, что в его потомстве не замечается расщепления, и только это докажет нам наличность постоянно-промежуточной наследственности.

Подобные данные относительно некоторых видовых гибридов, действительно, приводились, но они основывались по большей части на очень старинных наблюдениях или относились к таким гибридам, самое существование которых сомнительно. Мы упоминали уже о подобных примерах из старых работ Гэртнера (Aquilegia, Geum, Dianthus и др.) и Вихуры (Salix). К ним можно присоединить казавшийся еще сравнительно недавно стоящим вне всяких сомнений гибрид между пшеницей и диким злаком Aegilops ovata: сам по себе этот гибрид не способен к размножению, но его можно скрестить снова с пшеницей и получить гибридную форму, носящую название Aegilops speltaeformis, которая будто бы сохраняет свое постоянство, подобно видовым гибридам гвоздики (Dianthus) и ивы (Salix), в течение многих поколений.[1]

В животном царстве подобных примеров известно меньше, тем более что и плодовитые видовые гибриды здесь попадаются реже; однако и среди них постоянными в течение ряда поколений считались некоторые формы, например, гибриды между некоторыми видами фазанов и помеси между зайцем и кроликом, так называемые лепориды. Относительно фазанов это утверждение теперь может считаться опровергнутым; что же касается до лепоридов, то у нас нет решительно никакой уверенности в их действи-

[1] «Постоянство гибридов Aegilops speltaeformis стоит вне всяких сомнений», — писал де-Фриз еще в 1903 году (56).

тельном существовании. Напротив, все данные об этих формах относятся, повидимому, к чистокровным кроликам, как это доказывал в свое время еще Натузиус (1876), и в действительности заяц и кролик, вероятно, совсем не дают между собою потомства,[1] как не получается, оно, повидимому, между овцой и козой, собакой и лисицей, мышью и крысой, гибриды которых тоже описывались.

Посмотрим теперь, нет ли противоположных данных, т.-е. не известно ли видовых гибридов, расщепляющихся в следующих поколениях согласно законам Менделя. Такие случаи, действительно, известны, и число их растет с каждым годом. Мы остановимся в дальнейшем, главным образом, на тех из них, где скрещивались друг с другом несомненно различные виды, а не формы, стоящие уже на границе разновидностей.

В 1909 году Корренс (8) опубликовал результаты скрещивания двух видов известного уже нам растения Mirabilis — M. jalappa и M. longiflora, отличающихся друг от друга целым рядом особенностей. Первое поколение помеси между ними носило промежуточный характер, во втором же наблюдалось несомненное расщепление, распространявшееся, по мнению Корренса, решительно на все отличительные особенности этих двух видов.

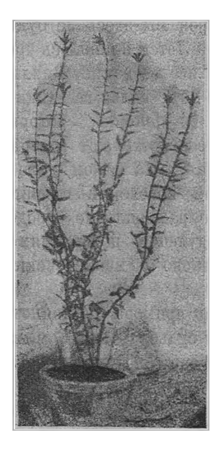


Рис. 87. Antirrhinum majus. — Из Баура.

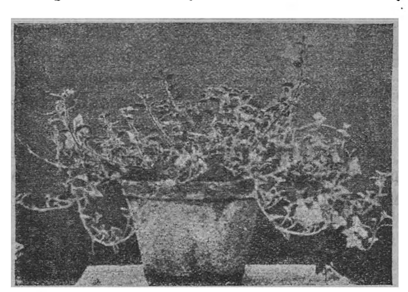


Рис. 88. Antirrhinum molle. — Из Баура.

В 1911 году Баур в своей книге о наследственности (1) сообщил такие же данные из его опытов по гибридизации различных растительных форм. Им было произведено, между прочим, скрещивание двух видов Antirrhinum — A. majus и A. molle (рис. 87 и 88), при чем F_1 и здесь было более

[1] Недавно это окончательно установлено исследованиями японских ученых Ямаки и Эгашира. В своем реферате об этой работе Кастль решительно подчеркивает, что гибриды между зайцем и кроликом должны быть отнесены в область зоологических мифов (6).

или менее промежуточное (рис. 89), а среди особей F_2 наблюдалось поразительное разнообразие в росте, ветвлении, величине листьев и т. д., которое переходило даже за границы обоих исходных видов (рис. 90). Опыты Баура были продолжены над теми же растениями Лотси (31), который вполне подтвердил все его наблюдения о существовании расщепления у видовых гибридов Antirrhinum и даже пытался распространить эти данные на всех видовых гибридов и построить на этом особую теорию видообразования (путем скрещивания), входить в рассмотрение которой мы здесь не будем.



Рис. 89. Гибрид F_1 между Antirrhinum majus и A. molle.—Из Баура.

Вслед за работой Лотси появилось чрезвычайно интересное исследование Вихлера (59) над гибридами двух видов гвоздики—Dianthus armeria и D. deltoides, которые, согласно Гэртнеру, обнаруживают постоянство до 10 поколения. На самом деле и здесь уже во втором поколении гибридов наблюдается сложное расщепление, продолжающееся и в следующих поколениях и идущее вполне согласно с менделевскими законами.

Подобное же развенчание другого «блестящего примера постоянства гибридов» удалось Чермаку (55), который проследил судьбу помесей между упомянутым выше злаком Aegilops и пшеницей (Triticum). Первое поколение их—промежуточное и по большей части бесплодное, но в очень редких случаях происходит самооплодотворение, и возникают формы трех типов: подобные промежуточному первому поколению, сходные с Aegilops и сходные с пшеницей. Таким образом, и здесь имеет место несомненное расще-

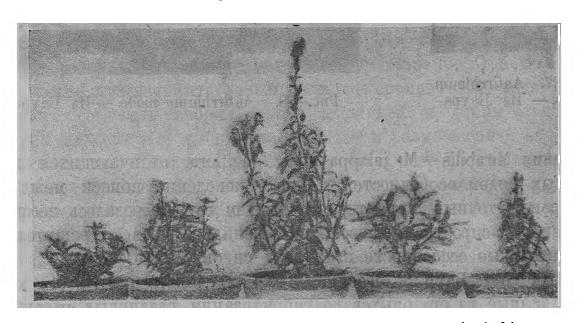


Рис. 90. Некоторые гибриды из F_2 от скрещивания Antirrhinum majus и A. molle. — Из Баура.

пление. Отметим, наконец, что, по наблюдениям Г. Нильсона (23) и Икено (25), ясное расщепление наблюдается у видовых гибридов различных ив, которых многие считали особенно типичными для постоянно-промежуточной наследственности.

Мы не упомянули еще про расщепляющихся также гибридов между некоторыми другими видами (из родов Lappa, Rubus, Viola, Vitis, Godetia), но и приведенных примеров достаточно, чтобы признать, что среди растений очень многие видовые гибриды менделируют так же, как помеси между расами и разновидностями.—Такого же рода примеры известны в настоящее время для некоторых гибридов из животного царства, хотя здесь установить самый факт расщепления гораздо труднее, так как для этого необходимо получение довольно значительного числа форм.

К подобного рода данным относятся прежде всего наблюдения Бонгота над видовыми гибридами у уток (2). Последние легко смешиваются друг с другом, и ему удалось путем ряда скрещиваний получить форму, в которой было соединено четыре вида: Anas boschas (кряква), A. poecilorhyncha, A. superciliosa и A. acuta (шилохвост). Подобные четверные гибриды оказались плодовитыми, и в их потомстве появились, между прочим, формы, почти не отличимые от одного из исходных видов, именно от кряквы. Объяснить это явление можно только расщеплением.

Другой случай расщепления и вообще менделистической наследственности был описан Набурсом (36) у помесей между горбатым индийским быком зебу (Bos indicus) и обыкновенным рогатым скотом (B. taurus). Наконец, несомненно альтернативная наследственность была констатирована Гершлером (16) у гибридов между двумя живородящими рыбками из семейства Cyprinodontidae, именно, между Xiphophorus strigatus и Platypoecilius maculatus.

За последнее время сюда прибавились и новые данные о несомненном расщеплении среди животных видовых гибридов. К ним относятся наблюдения Гайг Томас (21) над фазанами, Филлипса (41) над фазанами и утками, Гагедурна над крысами (20), а также разработка Бокельманом результатов старых скрещиваний, производившихся Кюном в Галле между собакой, волком и шакалом (33), и др.

Быть может, ряд этих данных позволяет решить вопрос в том направлении, что к видовым гибридам приложимы только те законы, которые управляют скрещиваниями между расами, и здесь нет решительно ничего своеобразного кроме несколько большей сложности? Однако подобный ответ на этот вопрос, в пользу которого, действительно, иногда раздавались голоса, является едва ли вполне правильным.

Дело в том, что существуют все же гибриды, правда, между более далекими друг от друга видами, в потомстве которых не удается совсем подметить расщепления. У подобных гибридов наблюдается обыкновенно ограниченная плодовитость, т.-е. плодовит только один какой-нибудь пол, так что здесь можно получить не чистое второе поколение, а лишь потомство от скрещивания гибрида с одной из исходных форм ($F_1 \times P$). Тем не менее

и в этом случае можно было бы подметить расщепление, если бы вообще оно имело место.

Таковы именно помеси между многими видами бабочек, например, из родов Smerinthus, Saturnia и др., которых в течение почти всей своей научной деятельности изучал Штандфусс. В своей последней статье по этому вопросу (51) он решительно отвергает у целого ряда изученных им видовых гибридов хотя бы следы расщепления, и у нас нет никаких данных сомневаться в справедливости его наблюдений.

Плате в своей книге о наследственности (42) высказал по поводу отношений у видовых гибридов новую точку зрения, именно что здесь можно представить себе три возможных случая, в зависимости от большей или меньшей близости исходных форм друг к другу. — В первом оба скрещивающихся вида очень близки друг к другу и отличаются от разновидностей лишь большим числом отличий между ними, но последние сводятся к одним и тем же генам и являются доминантными и рецессивными, эпистатическими и гипостатическими и т. д. Если одну такую форму обозначить на буквах как AbCDefG..., то другую нужно представить себе как aBcdEFg..., и в потомстве подобных форм должно быть, конечно, сложное полигибридное расщепление, как оно и имеет место у гибридов из родов Mirabilis, Antirrhinum и др.

Второй случай является полной противоположностью первого и должен иметь место у наиболее далеких друг от друга видов из всех тех, конечно, которые могут скрещиваться друг с другом. При этом свойства одной формы представлены одними генами — A, B, C, D и т. д., свойства другой другими — A^1, B^1, C^1, D^1 и т. д., но последние совершенно независимы от первых и не имеют с ними никакой связи, почему здесь и не может быть явлений доминирования, эпистаза и т. д. Ожидать у гибридов между подобными видами какого-либо расщепления уже нет решительно никаких оснований, так как последнее основывается на разделении доминантных особенностей по одним клеткам, рецессивных — по другим, здесь же может возникнуть лишь один сорт клеток с генами и от той и от другой исходной формы. Очевидно, в этом случае должна иметь место постоянно-промежуточная наследственность.

Наконец, возможен и третий случай, быть может, наиболее частый в природе. При этом некоторые свойства у исходных видов зависят от общих факторов и одни из них являются доминантными, другие рецессивными, другие же особенности вызываются различными у обеих исходных форм генами. По отношению к первым следует ожидать менделирования, по отношению ко вторым постоянно-промежуточной наследственности. Если обозначить в этом случае один из скрещивающихся видов как ABCdE..., другой — как $A^1B^1cDE^1$, то следует думать, что особенности C и c, D и d будут наследоваться у гибридов по законам менделистической наследственности, а остальные—по типу постоянно-промежуточной. Словом, не только существует последний, но должна существовать и комбинация этого типа с менделистической наследственностью.

Эти соображения Плате, основанные на чисто теоретических предпосылках, нашли себе сильную поддержку в той работе Федерлея, о которой мы уже говорили выше (11). На основании своих наблюдений он приходит к выводу, что существует несомненная связь между явлением расщепления, с одной стороны, и конъюгацией и редукцией хромозом, с другой. Если скрещивание данных видов управляется законами Менделя, и в их потомстве имеет место расщепление, то в первом поколении таких гибридов отцовские и материнские хромозомы конъюгируют друг с другом и затем распределяются по различным гаметам (рис. 91 I), и обратно, если нет менделистической наследственности, то конъюгации нет, и в гаметах наблюдается диплоидное число хромозом (рис. 91 II). В действительности, у гибридов Pygaera, как у гибридов Bistoninae по Донкастеру (10), имеет место

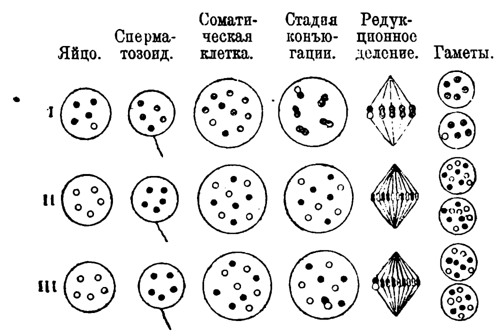


Рис. 91. Схема отношений хромозом: I — при альтернативной наследственности, II — при постоянно-промежуточной наследственности, III — при комбинации обоих типов. — Из Федерлея.

частью конъюгация хромозом, частью отсутствие ее: меньшая часть этих элементов конъюгируют друг с другом, а у большей части их этой конъюгации нет (рис. 91 III). Отсюда мы можем заключить, что свойства, заключенные в первой группе хромозом, наследуются по Менделю, а представленные остальными хромозами — как-нибудь иначе, скорее всего по типу постоянно-промежуточной наследственности. Таким образом, здесь цитологические отношения косвенно подтверждают существование последнего из случаев, намеченных Плате, т.-е. комбинации менделистической наследственности с постоянно-промежуточной.

Взгляды Плате и Федерлея нашли себе некоторое подтверждение в трех работах, которые также констатируют возможность смешанной наследственности—частью по законам Менделя, частью по типу постоянно-промежуточной наследственности. Сюда относится, во-первых, исследование Есенко (24) над гибридами пшеницы и ржи, в потомстве которых по отношению к одним особенностям наблюдается расщепление, по отношению

к другим, как думает автор, не исключена возможность постоянно-промежуточной наследственности. Другой подобной же работой является описание гибридов бизона, зубра и коровы, принадлежащее Иванову и автору этой книги (26). По отношению к большинству особенностей этих гибридов никакого расщепления подметить не удается, но некоторые признаки наследуются здесь как будто по типу альтернативной наследственности. То же самое наблюдается и в черепах этих форм (40).

Однако во всех этих работах — сказать правду, — без каких-либо достаточных оснований фигурировало представление о постоянно-промежуточной наследственности во всех тех случаях, где нет настоящего менделистического расщепления. На самом деле здесь все отношения носят несколько иной — более сложный — характер, что удалось выяснить в последние годы при изучении видовых гибридов у злаков.

Среди последних, как и среди некоторых других растений, распространено явление так называемой полиплоидности, сущность которого сводится к тому, что если мы обозначим число хромозом в соматических клетках какой-нибудь одной формы (диплоидное), как 2n, то у других (полиплоидных) форм наблюдаются числа хромозом, кратные n, т.-е. 3n, 4n и т. д.[1] В частности среди видов рода пшеницы (Triticum), как показали исследования Сакамуры (1918) и Николаевой (1922), наименьшее число хромозом в соматических клетках свойственно однозерняшкам (T. monococcum), у которых их 14 (n=7); у T. dicoccum, durum, turgidum и polonicum, объединяемых теперь нередко в группу твердых пшениц, хромозом уже 28 (4n), а у мягких пшениц (T. vulgare, compactum и Spelta) даже 42 (6n).

Мы упоминали уже про исследования Сакса и Кихары о постепенном исчезновении конъюгации хромозом при переходе от гибридов между мягкими и твердыми пшеницами к гибридам между пшеницей и Aegilops и пшеницей и рожью. Так же обстоит дело и с плодовитостью этих гибридов. В частности по отношению к гибридам в пределах рода Triticum Сакс (47, I) показал, что здесь вполне плодовиты только помеси между формами с одинаковым числом хромозом (например, гибриды между Tr. vulgare и T. Spelta, между T. durum и T. polonicum и т. д.), а при скрещивании твердых и мягких пшениц друг с другом или однозернянок с твердыми и мягкими пшеницами наблюдается частичное бесплодие в результате или числовых неправильностей при распределении хромозом или специфического отношения исходных хромозом друг к другу (47, II). Дальнейшие исследования Сакса (48) и Кихары (28) показали, что, начиная с F_2 таких гибридов, у них устанавливается определенная связь между плодовитостью и числом хромозом: у гибридов, например, между мягкой и твердой пшеницей наиболее плодовиты те формы из F_2, F_3 и F_4, у которых число хромозом близко или к типу

[1] О полиплоидности см. сводку Гэтса (15). Рекордными в этом отношении являются различные виды Rosa, которые согласно Тэкгольму (1920—22), а также Блэкбёрну и Гаррисону (1921, 24) представляют собою ряд форм строения 2n, 3n, 4n, 5n, 6n и 8n при n=7. Нечто подобное наблюдается у Rumex, Chrysanthemum и др. В животном царстве подобные случаи гораздо реже (известны у Ascaris. Echinus и Artemia).

твердой пшеницы (28, 29) или к типу мягкой пшеницы (41, 42), а формы с промежуточным числом хромозом (30—40) по большей части бесплодны и быстро вымирают. Томпсон (54) исследовал внешний вид подобных гибридов и убедился, что формы с 28, 29 хромозомами воспроизводят при этом тип твердой пшеницы, формы с 41, 42 хромозомами — тип мягкой, а по большей части бесплодные формы с 30—40 хромозомами носят промежуточный характер.

Так как последние быстро вымирают вследствие несовместимости признаков и хромозом твердых и мягких пшениц друг с другом, то идея создания постоянной формы из последних столь же мало обещает успеха, как попытка «собрать автомобиль из различных частей двух сломанных автомобилей различных систем—Форда и Студбэкера». Еще менее шансов за то, что можно создать что-либо постоянное путем гибридизации представителей различных рядов, как пшеница и рожь, или пшеница и Aegilops.

Совершенно те же отношения наблюдали Вавилов и Якушкина (58) при изучении скрещиваний особой формы твердых пшениц — Triticum persicum с другими видами пшениц. При скрещивании ее с другими твердыми пшеницами с тем же числом хромозом наблюдалась полная плодовитость и типичное менделистическое расщепление. Напротив, у гибридов между Triticum persicum и мягкими пшеницами последнего подметить не удавалось и, напротив, имела место дисгармония в сочетании признаков, образование уродств и резкое многообразие, вызываемое выпадением многих переходных сочетаний в силу нежизненности подобных форм.

Вавилов, основываясь на подобных данных, считает, что при видовой гибридизации наблюдаются два типа расщепления: один — менделевский, характерный для более близких видов, другой — при скрещивании более далеких видов, характеризующийся проявлением бесплодия в разной степени, дисгармонией и неосуществлением многих сочетаний кроме нескольких постоянных, близких к исходным типам. Так как впервые эти своеобразные отношения при видовой гибридизации наблюдал современник Менделя французский ботаник Нодэн (37), давший им название «беспорядочной изменчивости» или «сумасшедшего расщепления», то этот тип расщепления Вавилов предлагает назвать т и п о м Н о д э н а.[1]

Против установления подобного типа наследования едва ли могут быть сделаны какие-либо возражения, и, напротив, термин этот очень удачно характеризует отношения, наблюдающиеся у гибридов между более далекими видами. Однако можно ли поставить этот тип Нодэна на одну доску с типом Менделя в качестве двух равноценных друг другу случаев? Не забудем, что он встречается только там, где нет в сущности и правильной

[1] Нодэн работал почти одновременно с Менделем и весьма близко подошел к установленным последним законностям. Однако сообразно с общим направлением исследования того времени Нодэн обращал главное внимание на скрещивание видов, а не разновидностей, что и помешало ему правильно учесть наблюдающиеся при расщеплении числовые отношения.

наследственности, раз по меньшей мере половина получающихся особей бесплодна. Не правильнее ли поэтому признать, что в подобных случаях происходит просто резкое уклонение от нормальной менделистической наследственности благодаря ряду неправильностей цитологического характера при встрече очень различных гамет? А если это так, то о типе Нодэна можно говорить лишь постольку, поскольку мы говорим, например, о типе кукурузы или типе энотеры (см. дальше), и во всяком случае в нем нельзя видеть что-то противоположное нормальной менделистической наследственности. Подобная точка зрения лично нам кажется более правильной и более отвечающей существующим отношениям.

Итак, вопреки прежним утверждениям, будто существует несколько различных типов наследственности, мы можем принять в настоящее время только один, сводимый прежде всего к тому основному закону, который открыл в свое время Мендель. Эта наследственность, которую при желании можно назвать менделистической или альтернативной, имеет место при скрещивании рас, разновидностей и даже различных видов. Однако в потомстве последних правильное расщепление наблюдается лишь в том случае, когда они довольно близки друг к другу прежде всего по характеру их хромозом. По мере удаления видов друг от друга, при соединении их половых клеток наблюдаются все большие и большие неправильности, и это ведет одновременно к бесплодию получающихся гибридов и к отсутствию у их потомков расщепления. Однако при этом отнюдь не возникает какого-либо особого типа наследственности, а создаются лишь различные отклонения от нормального хода наследования, которые при желании можно рассматривать как особый подтип Нодэна.

До сих пор мы ничего не говорили о скрещивании различных представителей рода Oenothera, к которому относится знаменитая Oenothera Lamarckiana, послужившая де-Фризу главным объектом для построения его мутационной теории. Между тем скрещивания энотер настолько своеобразны, что Гросс, например, энергично отстаивавший существование промежуточной наследственности в качестве особого типа (Salix-Typus), отличного от менделистической наследственности (Pisum-Typus и Zea-Typus), различал еще особый тип наследственности — у энотер (Oenothera-Typus). Для последнего, по его мнению, характерно расщепление не в F_2, а в F_1, при чем в дальнейшем гибриды остаются постоянными (17).

Действительно, занявшись этим вопросом, де-Фриз еще в 1903 году (56) установил, что скрещивание как энотеры Ламарка с каким-либо из ее мутантов, так и этих мутантов друг с другом приводит к появлению еще в F_1 нескольких форм. Если скрещиваются Oenothera Lamarckiana и мутант, то F_1 диморфно и распадается на 2 родительских типа; если скрещиваются 2 мутанта, то оно триморфно, и в нем появляются оба мутанта и типичная Oenothera Lamarckiana.

В своем позднейшем произведении о групповом видообразовании (57) де-Фриз описал еще более подробно все скрещивания мутантов друг с другом и с исходной формой, разбив их на 4 группы. К первой по де-Фризу относится мутация gigas, дающая при скрещивании с другими формами не расщепляющихся постоянно-промежуточных гибридов; ко второй группе он относит Oen. brevistylis, которая при скрещивании дает всегда типичную картину менделистического расщепления, являясь чисто рецессивной формой; наконец, к третьей и четвертой группе относятся все остальные мутации. Все они обнаруживают описанное выше расщепление в F_1 и постоянство возникших при этом форм в F_2 и следующих поколениях, но у одних (третья группа) к этому примешивается менделистическое расщепление, а у других (четвертая группа) его совершенно нет.

Столь же своеобразно по де-Фризу протекает и процесс скрещивания Oenothera Lamarckiana с близкими к ней видами — Oen. biennis, muricata, Hoockeri и др. И здесь происходит обычно расщепление уже в F_1 и появляются два совершенно новых типа, обозначаемых де-Фризом как Oenothera hybrida laeta и Oenothera hybrida velutina. Из этих форм или «двойников», как иногда их называют, laeta ближе к Oen. Lamarckiana, velutina же, напротив, больше напоминает другой скрещивающийся вид, при чем в дальнейшем эти формы оказываются также довольно постоянными.

Еще оригинальнее оказались скрещивания других видов того же рода. Так, при скрещивании Oenothera muricata и Oen. biennis реципрокные скрещивания довольно различны и получающиеся гибриды более напоминают тот вид, с которого была взята пыльца, т.-е.

♀ ♂
B × M . . . . ближе к M
M × B . . . . ближе к B.

Если же скрестить двух таких обратных гибридов друг с другом и получить двойных реципрокных гибридов, как их называют, то последние почти не отличаются от основных исходных форм, при чем

$$MB \times BM = M \text{ и}$$
$$BM \times MB = B$$

(первая буква обозначает мать, вторая отца). Таким образом, здесь имеет место гетерогамия, т.-е. передача потомству мужскими и женскими клетками различных особенностей.

Эти своеобразные отношения и вообще вопрос о скрещиваниях у энотер вызвал целую литературу, по которой имеется теперь превосходная сводка Леманна (30). Однако в настоящее время этот запутаннейший вопрос получил неожиданное и притом довольно простое решение благодаря появлению в 1917 году чрезвычайно важной работы Реннера (44).

Реннер исходит при этом из известного еще до его исследований факта, что около половины семян у Oenothera Lamarckiana и близких к ней

форм оказываются бесплодными. Это, а также и ряд произведенных им опытов привели его к заключению, что и энотера Ламарка и другие близкие к ней виды являются «постоянными гибридами», но совершенно особого рода, благодаря тому, что их наследственные свойства прочно сгруппированы в два комплекса факторов, каждый из которых также прочно сцеплен со свойственным ему летальным фактором. В частности у Oenothera Lamarckiana эти два комплекса Реннер обозначает, как «velans» и «gaudens», и считает, что все энотеры Ламарка всегда гетерозиготны в этом отношении или, как он выражается, комплексно-гетерозиготны, являясь формами строения velans×gaudens. Если бы эти комплексы не были связаны с летальными факторами, мы могли бы ждать при размножении энотеры Ламарка расщепления в отношении

$$1 \text{ vel.} + 2 \text{ vel. gaud.} + 1 \text{ gaud.}$$

Такое расщепление в действительности и происходит, но ему отвечает такое же расщепление летальных факторов

$$1\ l_1l_1L_2L_2 + 2\ L_1l_1L_2l_2 + 1\ L_1L_1l_2l_2\ ,$$

и двойная порция каждого из них убивает два крайних типа, т.-е. гомозиготных velans и gaudens, и остаются лишь «перманентные бастарды», или «комплексно-гетерозиготные» формы среднего типа.

Совершенно подобным же образом Реннер принимает у других видов рода Oenothera наличность иных комплексов: для Oen. muricata—rigens и curvans, для Oen. biennis—albicans и rubens и т. д., при чем каждый из этих видов является всегда такой же комплексной гетерозиготой, как и Oenothera Lamarckiana. — На почве этой комплексной теории Реннера все случаи скрещивания у энотер вплоть до самых сложных получают довольно простое объяснение, на деталях которого мы можем здесь уже не останавливаться.

Нужно ли после этого допускать для скрещиваний у энотер какой-то особый тип наследственности, как это казалось необходимым Гроссу? Конечно, нет, ибо хотя наследственные комплексы у видов этого рода очень своеобразны, именно в силу отсутствия перегруппировок генов в них [за что Лотси и назвал энотер ядерными химерами (32)], но все же здесь нет ничего по существу отличного от других случаев скрещиваний.

Таким образом, и разбор скрещиваний у энотер только подтверждает справедливость сделанного нами выше заключения о существовании единого (если угодно, менделистического) типа наследования всех прирожденных свойств.

Итак, казалось бы, самое понятие постоянно-промежуточной наследственности должно быть окончательно сдано в архив. Однако это все же не совсем так, и возможны—правда, очень редкие случаи, когда от скрещивания двух видов получается промежуточный, постоянный и плодовитый гибрид. С явлением подобного рода недавно столкнулись Клауссен и Гудспид (7).

Дело шло при этом о скрещивании двух видов табака—Nicotiana glutinosa и N. tabacum, которые имеют различное число хромозом: гаплоидное

число их для первого вида равно 12, для второго—24. Клауссен и Гудспид получили в F_1 только два растения, одно из которых было совершенно бесплодно, другое, напротив, плодовито. Последнее дало ряд растений F_2, совершенно не отличавшихся от F_1, при чем исследование материнских клеток пыльцы обнаружило в них 36 бивалентных хромозом. Отсюда авторы делают вывод, что, очевидно, тогда как бесплодное растение F_1 имело, как это обычно бывает, только 36 хромозом (12 от N. glutinosa и 24 от N. tabacum), плодовитый экземпляр возник благодаря удвоению каждой из этих хромозом, чем обеспечилась возможность нормальной конъюгации и отсутствие расщепления в следующих поколениях.

Нельзя не отметить, что на подобную возможность указал еще в 1917 году в одной из своих работ Винге (61), считавший, что этим путем скорее всего и возникали различные случаи полиплоидности в растительном царстве. Наблюдения Клауссена и Гудспида дают этой гипотезе Винге сильнейшее подтверждение.

Излишне особенно подчеркивать, однако, что подобные случаи являются гораздо более сходными со случаями мутаций, чем с тем, что понимали раньше под именем постоянно-промежуточной наследственности. Хотя при этом и получается в сущности тот же результат, как если бы, действительно, существовала последняя, но уже самая исключительность подобных случаев говорит за то, что постоянно-промежуточной наследственности в качестве особого типа наследования в нормальных условиях все же не существует.

ГЛАВА X.

Наследственность у человека.

Генеалогический метод.— Метод подсчета по братьям и сестрам.— Наследование цвета кожи, волос, глаз и других нормальных особенностей — Наследование болезней и патологических уклонений от нормы.— Болезни доминантные, рецессивные и ограниченные полом.— Евгеника.

Явления наследственности у человека заслуживают выделения в особую главу не только по тому интересу и значению, которые они имеют для нас, но и в виду того, что для изучения их приходится пользоваться уже особыми приемами. Основной метод современного учения о наследственности — экспериментальный — здесь, конечно, не применим и его заменяют другие: статистический и генеалогический.

Что касается до статистических приемов исследования, то мы говорили уже о них в главе III. Незаменимые при изучении явлений изменчивости, эти приемы оказываются мало пригодными для установления законов наследственности, благодаря чему они дают очень немного и при изучении наследственности у человека. Самое большее, что можно установить этим путем, это — что та или иная особенность является наследственной, но выяснение механизма ее передачи остается для статистического метода исследования обыкновенно недоступным.

Гораздо больше может дать в этом отношении метод генеалогический, состоящий в установлении наследования тех или иных особенностей в пределах одной какой-нибудь фамилии или вообще среди ряда лиц, связанных кровным родством, при чем здесь приходится пользоваться обычными приемами генеалогического исследования: изучением биографий и других документов, собиранием сведений о родственниках данного лица по восходящей и боковым линиям и пр. Позволительно сомневаться, чтобы и с помощью генеалогического метода можно было открыть неизвестные до сих пор законы наследственности. Однако, раз последние уже установлены (экспериментальным путем на других организмах), мы можем проверить с помощью генеалогического метода степень их приложимости к человеку и выяснить, как в каждом данном случае наследуется та или иная особенность.

При помощи генеалогического метода возможно как исследование каким-нибудь одним лицом наследственности в пределах одного семейства,

так и планомерное собирание целого ряда фактов подобного характера, относящихся к различным семействам, что, конечно, выполнимо лишь при коллективном труде целого ряда исследователей. В качестве примера работ первого рода можно указать на монографии Иоргера (29) о преступной фамилии Зеро, Штромайера (50) о предках баварского короля Людвига II, Гэккера (24) о фамильном типе Габсбургов, Годдарда о дефективной семье Калликак (22), Сименса о семье изобретателей Сименсов (48). Коллективной работой в этом направлении заняты члены Евгенической Лаборатории Ф. Гальтона в Лондоне; последней предпринято под редакцией Пирсона издание «Сокровищница человеческой наследственности» (51), в котором собран ряд родословных о наследовании, главным образом, патологических случаев из всей медицинской литературы. Еще шире поставлена работа в американском Бюро по Евгенике (Eugenics Record Office), которое имеет громадный штат сотрудников (последними чаще всего являются лица женского пола с медицинским образованием), посещающих родственников больного и устанавливающих его родословную, а также собирающих сведения о наследственности в пределах того или иного семейства. Это Бюро, во главе которого стоят Дэвенпорт и Лафлин, издает специальные бюллетени (3). Такого же рода учреждения возникают теперь и в других странах; имеются они и у нас в СССР.

Чрезвычайно важным препятствием при работе с помощью генеалогического метода является малое число детей, свойственное теперь многим семьям. Если в семье имеется, например, 10 — 12 детей, то подметить в ней нормальное расщепление в отношении 3 : 1 еще можно, но в семье с 2 — 3 детьми это является почти невыполнимой задачей. При суммировании данных о нескольких таких семьях мы пропустим, конечно, все те, где рецессивные формы случайно не родились, и благодаря этому получим меньшую цифру для доминантных форм, чем та, которая имеет место в действительности.

Если рецессивная форма приходится в среднем на три доминантных, то, согласно теории вероятностей, если все семьи состоят из 2 детей, оба ребенка являются рецессивными в 1 из 16 таких семей, один ребенок — в 6 из 16 и оба ребенка имеют доминирующую особенность в 9 из 16 семейств, или на буквах распределение доминантных и рецессивных форм при этом таково:

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
R	R	R	R	R	R	R	D	D	D	D	D	D	D	D	D
R	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D

Очевидно, имея дело с таким материалом, мы предположим, что расщепление происходит лишь в первых 7 семьях, и, подсчитав в них число доминантов и рецессивов, получим отношение 6 D : 8 R вместо истинного 24 D : 8 R = 3 : 1.

Для избежания подобных ошибок Вейнбергом (52, 53) предложен чрезвычайно остроумный способ, носящий название метода подсчета

*

по братьям и сестрам (по-немецки Geschwistermethode). Так как, как видно по приведенному выше примеру, определить число доминантных форм, связанных расщеплением с рецессивными, бывает затруднительно, то лучше основываться не на самих рецессивах, а на их братьях и сестрах, среди которых расщепление носит всегда тот же характер.

Обратимся к нашему теоретическому примеру 16 семей из 2 детей каждая. В семье N 1 оба ребенка имеют рецессивную особенность, каждый является братом или сестрой другого; значит, в этой семье братья и сестры представлены только 2 R. В семьях NN 2 — 7 по одному рецессивному и одному доминантному ребенку, последний является братом или сестрой рецессивной формы: значит, в этих семьях братья и сестры представляют из себя 6 D. Семьи NN 8 — 16 не имеют детей с рецессивными особенностями: значит, они в счет не идут. Итого получаем для братьев и сестер рецессивных форм отношение 6 D : 2 R = 3 : 1, вполне точно совпадающее с истинным.

Возьмем другой, уже реальный пример из числа приводимых Вейнбергом. В 9 шведских семьях, с различным числом детей в каждой, наблюдалось 37 здоровых детей и 17 больных эпилепсией. Предполагая, что это страдание носит рецессивный характер, мы не получаем, однако, отношения 3 здоровых : 1 больной. Но вот, что дает разработка этих данных методом Вейнберга:

№ семьи.	Число детей.	Число рецессивов.	Общее число братьев и сестер рецессивов.	Число братьев и сестер рецессивов с рецессивным же признаком.
1	6	3	3 · 5 = 15	3 · 2 = 6
2	8	1	1 · 7 = 7	1 · 0 = 0
3	6	2	2 · 5 = 10	2 · 1 = 2
4	9	3	3 · 8 = 24	3 · 2 = 6
5	9	1	1 · 8 = 8	1 · 0 = 0
6	5	2	2 · 4 = 8	2 · 1 = 2
7	6	2	2 · 5 = 10	2 · 1 = 2
8	4	2	2 · 3 = 6	2 · 1 = 2
9	1	1	1 · 0 = 0	1 · 0 = 0
	54	17	88	20

Итак, всего у рецессивных форм (т.-е. у эпилептиков) в этих 9 семействах 88 братьев и сестер, из которых 20 тоже являются рецессивами. Получается отношение 68 D : 20 R, уже довольно близкое к отношению 3 : 1.

Заметим, что метод подсчета по братьям и сестрам имеет за себя не только солидные теоретические предпосылки, данные в его работах Вейнбергом, но и чисто опытную проверку. Юст (32) проверил его на потомстве 20 пар Drosophila melanogaster и получил всюду хорошее совпадение

с истинными отношениями. Вот почему метод Вейнберга можно смело рекомендовать для разработки данных, относящихся к вопросам наследственности у человека.

В нашу задачу отнюдь не входит изложение хотя бы в кратких чертах всего того, что уже установлено относительно наследственности у человека. Мы остановимся здесь лишь на нескольких наиболее интересных примерах, чтобы показать, что и человек следует тем же законам, сущность которых была выяснена уже раньше. Для читателя же, желающего более подробно познакомиться с этой областью, особенно с данными о наследственности патологических особенностей, мы можем указать сводки Грубера и Рюдина (23), Дэвенпорта (9), Плате (44), Баура, Фишера и Ленца (1), Сименса (49) и переведенную и на русский язык книгу Гэтса (21). Хорошим практическим пособием к исследованию патологической наследственности у человека является книга Кронтовского (35).

Из нормальных особенностей человека изучено лучше других наследование цвета кожи, волос и глаз, формы волос, а также некоторых других признаков. Особенно интересны данные относительно наследования цвета кожи, которое, по Гальтону, является типичным примером промежуточной наследственности, так как у помесей белой и черной расы — мулатов — цвет кожи промежуточный, и его тон всегда отвечает количеству белой и черной крови у данного лица. Последнее утверждение долго не вызывало особенных сомнений, пока Дэвенпорт в своих двух исследованиях по этому вопросу (8, 10) не доказал его полной ошибочности.

Как показали специальные исследования, в коже человека имеются четыре пигмента: черный, красный, желтый и белый, процентное содержание которых может быть легко определено при помощи довольно простого прибора (цветной круг, различные секторы которого можно уменьшать и увеличивать). В результате такого определения получают формулу цвета кожи данного лица, например, N 8 R 50 У 9 W 33, которая гласит, что здесь имеется 8% черного пигмента, 50% красного, 9% желтого, 33% белого и т. п.

При исследовании кожи белых, негров и их помесей (мулатов) количество красного и желтого пигмента не представляет особенного интереса, и дело сводится здесь к содержанию белого и, главным образом, черного пигмента. У белых последнего имеется 0 — 7%, во всяком случае не выше 10% у самых темных брюнетов, у негров от 37 до 78%. Мулаты первого поколения, происходящие непосредственно от белого и негра, как показали исследования Дэвенпорта, имеют в коже 20 — 49% черного пигмента, в среднем около 35%, т.-е. носят промежуточный характер.

Что касается до второго поколения мулатов, то оказалось, что оно в действительности не является таким однотипным, как это принималось раньше, и даже в пределах одной семьи замечаются некоторые колебания в цвете детей. Исследовав в этом отношении довольно большое число лиц, Дэвенпорт построил для изображения содержания в их коже черного пигмента следующую кривую (рис. 92), в которой замечается несколько вер-

шин. Подобные многовершинные кривые в некоторых случаях (хотя отнюдь не всегда) свидетельствуют о содержании в пределах одного фенотипа нескольких генотипов, и это позволило Дэвенпорту принять, что здесь имело место расщепление, и построить для объяснения наследования черного пигмента особую гипотезу. Согласно последней, количество этого пигмента зависит от двух однозначных факторов, при чем появление каждого из них увеличивает процентное содержание пигмента в коже. Если в гамете нет ни одного из этих факторов (aabb), черного пигмента меньше 9%, как у белых. Появление только одного фактора (Aabb или aaBb) увеличивает содержание пигмента до 10—25%, двух факторов (AaBb или AAbb или aaBB) до 26—40%, трех факторов (AABb или AaBB) до 41—55% и четырех (AABB) до 56—78%. Понятно, что скрещивание белого и черного дает чаще всего в F_1 26—40% черного пигмента (AaBb), во втором же поколении замечается ряд различных форм (отчего мы и получаем кривую с несколькими вершинами), благодаря происходящему здесь дигибридному расщеплению. Гипотеза эта была проверена Дэвенпортом на отдельных случаях, и эта проверка доказала ее полную справедливость. Таким образом, цвет кожи человека отнюдь не относится к случаям промежуточной наследственности, а представляет пример более сложного менделирования, когда имеется несколько однозначных факторов.

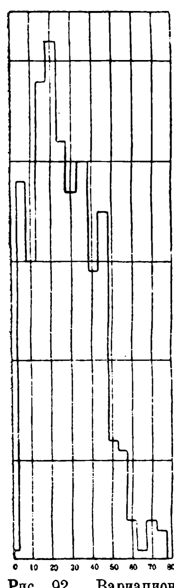


Рис. 92. Вариационная кривая содержания черного пигмента во втором поколении мулатов. — Из Дэвенпорта.

Цвету кожи обыкновенно отвечает (находится с ними в коррелятивной связи) цвет волос. Относительно наследования этой особенности мы имели до сих пор некоторые данные, главным образом, из работ Г. и Ч. Дэвенпорт (7) и Гольмса и Лумиса (27), хотя этот вопрос был выяснен ими менее, чем наследование черного пигмента в коже.[1] — Повидимому, в волосах дело идет о двух пигментах: желтом (или красновато-желтом) и буром, при чем первый является рецессивным или гипостатичным по отношению ко второму. Благодаря этому от темноволосых родителей зачастую рождаются дети со светлыми волосами (рыжие, блондины), обратное же или совсем не имеет места, или встречается очень редко и зависит от каких-то особых причин. Плате в своей книге о наследственности (44) на основании этих данных должен был принять здесь, кроме факторов желтого цвета (G) и бурого цвета (B), еще присутствие трех пар однозначных факторов интенсивности (D,D′,D″), которые усиливают эти цвета до золотистого и черного.

[1] Большим затруднением здесь является не только существование ряда переходов от одного цвета к другому, но и изменение у многих лиц цвета их волос с возрастом. Последнее имеет место, впрочем, и у других организмов (например, у лошадей).

По мнению Фишера (1), в окраске волос у человека наблюдается два параллельных ряда к черному: один начинается со светло-желтого цвета и идет через золотисто-белокурый, золотисто-бурый и бурый, а другой начинается с серебристо-серого цвета и идет через пепельно-серый и темно-серый; оба заканчиваются черным цветом. По его мнению, это объясняется присутствием основного фактора образования пигмента плюс ряд факторов для первого («бурого») ряда и ряд факторов для второго (или «серого») ряда.

С подобной точкой зрения гармонируют и те данные, которые были получены нами с Лепиным (42). Мы различали 4 главных окраски волос: светлую (блондины), красную (рыжие), каштановую (шатены) и черную (брюнеты). Последняя появляется в случае присутствия в гомозиготном или гетерозиготном виде двух факторов темного цвета B и C; если имеется налицо лишь один из этих факторов, возникает каштановая окраска, а при их полном отсутствии светлая или рыжая. Таким образом, формулы главных типов окраски волос таковы:

рыжие и блондины . .		bbcc;
шатены	(1)	Bbcc или BBcc
	(2)	bbCc или bbCC;
брюнеты.		BbCc, или BBCc, или BbCC, или BBCC.

Кроме того, здесь участвует фактор A, присутствующий у блондинов и один или несколько факторов интенсивности D.—Словом, что наследование цвета волос у человека совершается по законам менделистической наследственности, не может возбуждать никаких сомнений.

То же самое приходится повторить и про цвет глаз, который еще Гальтон избрал примером его «исключительной» наследственности. Относительно этой особенности мы имели прежде данные также Г. и Ч. Дэвенпорт (5), Гольмса и Лумиса (27) и особенно Герста (28). Последний делит все глаза на две категории: у одних пигмент имеется лишь во внутреннем слое радужины (iris), наружный же слой ее лишен всякого пигмента — таковы голубые и голубовато-серые глаза; у других пигмент заложен в обоих слоях радужины — таковы все более темные глаза. В зависимости от количества последнего, а также от того, имеют ли глаза в наружном слое радужины желтый или бурый пигмент, возникают все переходы от темно-бурого (черного) цвета до зеленого. Первый тип можно назвать простым, второй двойным.

Из наблюдений Герста и Дэвенпортов ясно вытекает, что двойная окраска глаз доминирует над простой, при чем в F_2 имеет место простое моногибридное расщепление. Благодаря этому родители с голубыми глазами могут дать только подобное им потомство, что в действительности всегда и наблюдается. Напротив, от родителей с темными (двойными в смысле окраски) глазами получаются в одних случаях дети только с такими же глазами (если оба родителя гомозиготны в смысле двойной окраски их глаз или гетерозиготен только один), в других же и темноглазые и голубоглазые (если имеет место гетерозиготность родителей). Что происходит при скре-

щивании лица, имеющего темные глаза (гомозиготного или гетерозиготного), с лицом, имеющим голубые глаза, легко может быть выведено читателем без особых пояснений.

Плате (44) допускает здесь, как и для цвета волос, два фактора-возбудителя известных цветов, G — желтого и B — бурого, и еще два однозначных фактора интенсивности D и D'. По его мнению, человек с голубыми глазами будет gbdd', с серыми Gbdd', с карими GBDd' и с черными—GBDD'.

Однако за последнее время появились новые исследования, согласно которым, во-первых, возможно рождение от двух голубоглазых особей ребенка с темными глазами, и, во-вторых, будто бы при наследовании некоторых цветов глаз есть связь с полом [(Винге (55)].

Проверка этого вопроса на довольно большом материале мною и Лепиным (42) показала, что цвет глаз у человека зависит по крайней мере от 4 факторов. Из них фактор A вызывает развитие желтого пигмента, чем вызываются оттенки голубого и серого цвета; фактор или, вернее, факторы D являются факторами интенсивности; фактор B вызывает развитие серого цвета и не зависит от D; фактор C обусловливает карий и черный цвет, но лишь в присутствии D. Таким образом, по нашему мнению, формулы цвета глаз таковы:

голубой	bbccd или bbccD;
серый	Bbccd или BbccD, BBccd или BBccD, или, наконец, Ccdd;
карий и черный . .	bbCcD, или BbCcD, или BBCcD, bbCCD, или BbCCD, или BBCCD.

Отсюда ясно, что голубоглазые особи производят лишь себе подобных, особи с серыми глазами обычно лишь сероглазых же и голубоглазых, но иногда, если скрещивается сероглазая особь строения Ccdd с сероглазой или голубоглазой строения ccDd или ccDD, от них могут рождаться и дети с карими глазами (CcDd), что и бывает иногда в действительности.— Для принятия же ограниченной полом наследственности при наследовании цвета глаз (равно как и волос) у нас не нашлось достаточно оснований.

Чтобы покончить с явлениями окраски, отметим еще, что у человека возможны случаи **альбинизма**, выражающиеся в белом цвете кожи (что особенно бросается в глаза у негров) и волос, а также в полном отсутствии глазного пигмента (в том числе и в пигментном слое iridis, где он имеется в голубых глазах), отчего такие глаза становятся красными. Исследования Г. и Ч. Дэвенпорт (8) и Пирсона с его сотрудниками (41) показали, что, как и всюду в животном царстве, альбинизм и здесь рецессивен и расщепление во втором поколении имеет простой моногибридный характер.

Прекрасный пример наследования по законам менделистической наследственности особенностей формы у человека мы имеем в наследовании **формы волос**. Как показали Г. и Ч. Дэвенпорт (6), из двух типов волос, прямого и спирально закрученного, доминирует последний, при чем в дальней-

шем имеет место простое моногибридное расщепление. Спирально закрученные волосы могут быть типично-курчавыми или просто-волнистыми, но отношения этих двух подтипов друг к другу не вполне ясны: по Дэвенпорту, волнистые волосы присущи по большей части гетерозиготным особям, происшедшим от скрещивания лиц с прямыми и курчавыми волосами, по мнению же Фишера (1), здесь вообще замешаны 2 пары факторов, так что форма со спирально закрученными волосами будет CCSS, а с совершенно прямыми — ccss.

Рост человека представляет, как и все подобные количественные признаки, уже довольно сложное в смысле его наследственности свойство. На основании исследования чрезвычайно большого материала Дэвенпорт (12) показал, что здесь участвует целый ряд однозначных факторов роста, при чем, что наиболее интересно, здесь дело идет не об увеличении числа их у наиболее высоких людей, а напротив, об уменьшении, т.-е. высокий человек наиболее беден этими факторами, которые действуют на величину роста чисто задерживающим образом. Если стоять на точке зрения гипотезы присутствия-отсутствия, то можно сказать, что все признаки, характеризующие наиболее высоко стоящую из белых рас — так называемую северную расу — белый цвет кожи, светлый цвет волос, голубой цвет глаз, высокий рост и пр.— произошли путем выпадения или перехода в рецессивное состояние целого ряда наследственных свойств, присутствие или доминантное состояние которых, напротив, характерно для самых низших человеческих рас, наиболее близких к отдаленным диким предкам современных культурных людей.

Весьма сходно с ростом наследуется по последним данным Дэвенпорта и сложение, которое также обусловливается однозначными факторами, при чем полное сложение более приближается к доминантному состоянию, а худощавое — к рецессивному (13). К весьма сходным с взглядами Дэвенпорта выводам о наследовании роста и сложения пришел и Лус (40).

Наконец, в настоящее время мы имеем исследования Эльдертон (18) и Бонневи (2) о наследовании рисунков отпечатков пальцев, которые давно уже признаны одним из лучших отличительных признаков каждой особи. Здесь все отношения отличаются уже довольно большой сложностью и далеко еще не разъяснены вполне, но несомненно, что и при этом имеет место типичная менделистическая наследственность.

Несомненно, целый ряд других морфологических особенностей человека наследуется так же, как разобранные нами до сих пор более простые примеры, но все это еще ждет специального исследования. Отметим здесь работу известного антрополога Е. Фишера, посвященную так называемым реоботийцам, происшедшим от смешения буров и готтентотов (19). Изучение особенностей этих гибридов убедило Фишера, что признаки европейцев и готтентотов наследуются по закону Менделя, и что по отношению к очень многим особенностям можно подметить расщепление, тогда как нет ни одного признака, который бы подходил под понятие постоянно-промежуточной наследственности.— Наличностью же расщепления и вообще менде-

листической наследственности приходится объяснить существование определенного еврейского типа, который существует в течение ряда веков, несмотря на нередкие скрещивания. Согласно Саламану (46), произведшему в этом направлении специальное исследование, германский тип доминирует над еврейским, но последний снова появляется в следующих поколениях благодаря расщеплению.

Кроме морфологических наследуются по Менделю, несомненно, и многие физиологические признаки человека. Укажем в виде примера на способность к агглютинации крови, по которой все люди могут быть разбиты на 4 главных группы. По Дунгерну (17), Лермонту (37) и другим здесь замешаны 2 пары наследственных факторов — A, a и B, b, при чем формула первой группы есть AB, второй Ab, третьей aB, четвертой ab. Впрочем, по Кольцову (34), лучше принять 3 пары таких факторов, что не изменяет, конечно, существа дела.

Совершенно несомненно, что менделистическая же наследственность управляет передачей по наследству целого ряда чисто духовных способностей человека. Так, для объяснения передачи по наследству различных темпераментов (нервный, холерический, сангвинический, флегматический и др.) Дэвенпорт считает достаточным принять существование двух пар наследственных и независимых друг от друга факторов E и e, C и c, различные комбинации которых и обусловливают генотипическую структуру того или иного темперамента (11). Затем еще в книге Дэвенпорта о наследственности (9) были собраны некоторые родословные, говорящие в пользу наследования по Менделю музыкальных и артистических способностей, литературного таланта, памяти, общих умственных способностей и т. д. Дринкуотер (16) подтвердил это на основании изучения нескольких родословных по отношению к музыкальному таланту и способности к рисованию, а Дьяконов и Лус (14) на основании изучения довольно большого материала, касавшегося петербургских ученых, приходят к заключению, что все специальные способности — музыкальные, математические, к рисованию, к языкам и т. д. — являются не только наследственными, но и определенно рецессивными. Получается чрезвычайно интересная аналогия между отмеченными выше чисто морфологическими особенностями высших человеческих рас и их духовными способностями в смысле их происхождения и наследования.

Можно думать, что во всех этих случаях более, чем где-либо, играют роль однозначные факторы, благодаря которым между различными людьми и наблюдаются зачастую столь резкие различия. Стоя на этой точке зрения, легко объяснить и появление выдающихся величин в каждой области, получающих название гениев, или исключительных талантов. В каждом данном случае такой исключительный талант, или гений, хотя бы музыкальный, получает полный ассортимент всех однозначных и, повидимому, рецессивных факторов данной способности — m_1, m_2, m_3...m_n. Последнее возможно лишь при условии, что у предков имелись уже все эти факторы, хотя бы распределенные по различным особям, и это делает понятным,

почему у исключительных талантов имеются всегда, правда, менее выдающиеся, но все же способные в данном направлении предки. Наконец, мы можем легко понять отсюда, почему исключительный талант, или гений почти не имеет шансов оставить после себя сколько-нибудь подобное ему потомство, особенно если все его гены относятся к числу рецессивных.[1]

Переходя теперь к наследственности различных болезней и вообще патологических уклонений от нормы, мы должны отметить, что здесь необходимо проводить резкое различие между наследственными и ненаследственными страданиями этого рода. Нашему рассмотрению подлежит, конечно, только первая группа их, называемая также конгенитальными болезнями, которые появляются без всякой видимой внешней причины и являются наследственными в тех или иных семьях, составляя как бы часть тех особенностей, которые члены подобных семей наследуют от своих предков. Болезни приобретенные, хотя бы они отражались на потомстве,

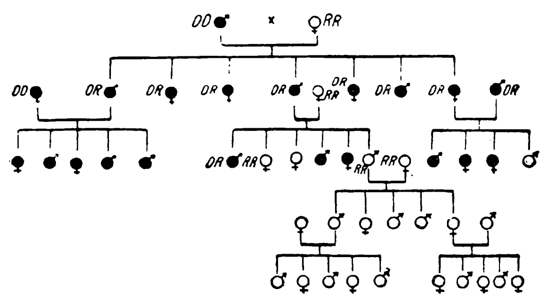


Рис. 93. Схема наследования доминантной болезни.— Из Плате.

которое в известных случаях заражается ими еще в чреве матери, в роде даже таких бичей человечества, как сифилис, туберкулез и т. д., сюда не относятся, так как в подобных случаях речь может итти, самое большее, о передаче восприимчивости к такому заболеванию.

Что касается до настоящих наследственных болезней и уродств, то, как и все подобные особенности, они могут быть двух родов: доминантные и рецессивные. Схема наследования доминантной болезни изображена на рис. 93, где больные особи обозначены черным кружком, а здоровые — белым, братья и сестры соединены друг с другом чертой над ними, а супруги — под ними. Как видно из этой схемы, доминантная болезнь обыкновенно передается ее носителем следующему поколению. В случае брака

[1] По отношению к музыкальному таланту в последнее время Гэккер (см. напр. 25) доказывает, что он является скорее доминантным. Весьма возможно, конечно, что такая сложная способность может зависеть и от различных генов, но все же в общем и целом взгляд на различные проявления одаренности, как на рецессивные свойства, кажется лично нам более правильным.

больного лица со здоровым или все потомство оказывается больным (если больной родитель был гомозиготным — DD), или половина его здоровая, половина — больная (если больной отец и мать были гетерозиготны — DR). Если вступают в брак оба больных, то, в случае если они гетеризиготны (DR), в их потомстве может появиться благодаря расщеплению и здоровый ребенок. Последний не может передавать уже далее эту болезнь, если вступит в брак со здоровым же лицом.

Подобная же схема наследования рецессивной болезни или уродства изображена на рис. 94. Здесь болезнь передается сразу всем потомкам, только если больны оба родителя. Если болен только один из них, то или все потомство оказывается здоровым (здоровый родитель — DD), или половина его здоровая, половина больная (здоровый родитель — DR). Однако в случае рецессивных болезней здоровые потомки больных родителей могут считать свободными от болезни лишь самих себя, а отнюдь не своих детей, так как, если подобное лицо гетерозиготно в смысле болезни (DR), то оно

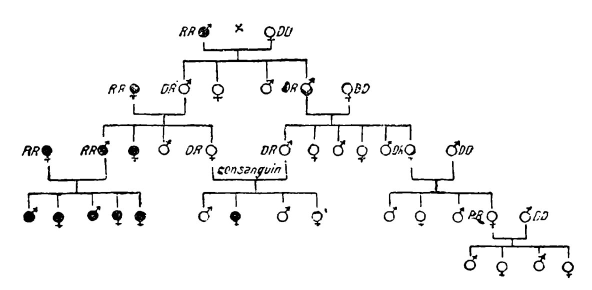


Рис. 94. Схема наследования рецессивной болезни.— Из Плате.

передает наклонности к ней следующему поколению. Подобный скрытый зачаток рецессивной болезни может передаваться из поколения в поколение, пока не вступят в брак два лица, гетерозиготные в этом отношении, что чаще всего бывает при родственных браках. В этом случае в их потомстве следует ожидать одного заведомо больного ребенка на трех внешне здоровых.

На рис. 95 и 96 изображены в отдельности все возможные случаи наследования различных случаев доминантной и рецессивной болезни, и после сказанного уже выше подробный разбор их, конечно, является излишним.

Все эти правила наследования доминантной и рецессивной болезни вытекают из простейшего случая менделистической наследственности, именно моногибридного скрещивания, почему они вполне понятны сами собой. Нам остается лишь указать, какие заболевания и патологические отклонения от нормы из числа наследственных относятся к доминантным и какие к рецессивным.

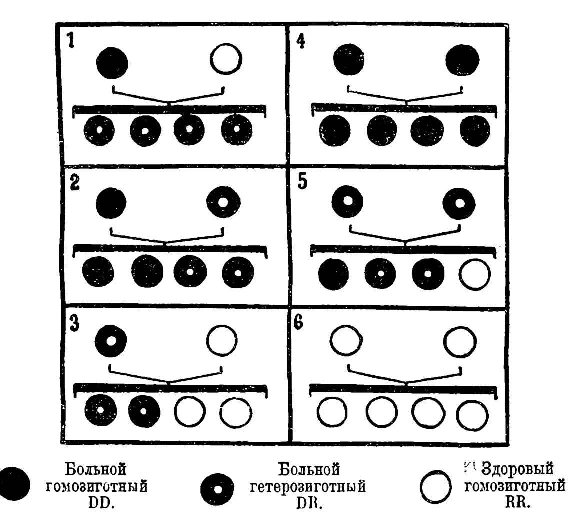


Рис. 95. Схема наследования различных случаев домпнантной болезни.

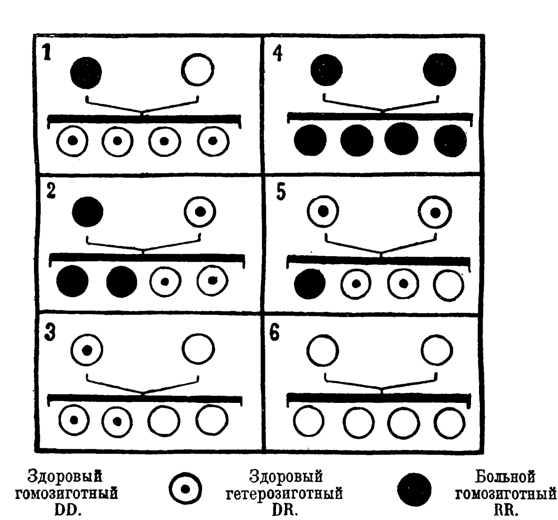


Рис. 96. Схема наследования различных случаев рецессивной болезни.

К числу доминантных уродливостей относится прежде всего короткопалость, или брахидактилия, при которой пальцы чрезвычайно коротки, так как имеют только по два сустава вместо трех (рис. 97). Передача этой особенности была особенно подробно изучена Дринкуотером (1908—1916), который установил, что все короткопалые лица имели такого же родителя, и ни одна пара нормальных индивидуумов не производила короткопалых потомков, т.-е. что эта особенность типично-доминантная.[1]

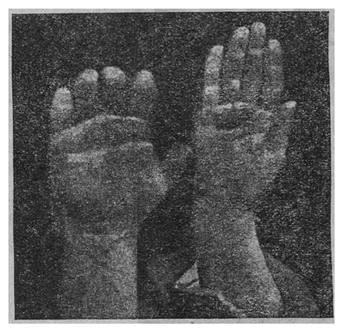


Рис. 97. Нормальная и короткопалая рука. — По Дринкуотеру из Пённетта.

Подобно брахидактилии наследуются, повидимому, и некоторые другие уродства: полидактилия, или многопалость (лишние пальцы на руках или ногах), гипоспадия, заячья губа и пр.—Совершенно подобный характер носит наследование ряда болезней конгенитального характера; не перечисляя их всех, для чего мы отсылаем читателя к указанным выше сводкам Плате, Ленца и других, мы отметим здесь лишь несколько наиболее исследованных. К их числу относятся некоторые кожные болезни (например, ихтиозис, кератома и др.), сахарная болезнь, или диабет, слоновая болезнь (oedema) и многие глазные болезни — катаракта, глаукома, ночная слепота

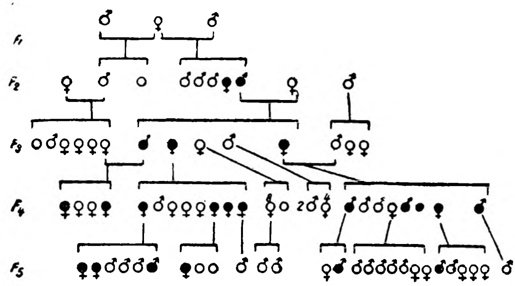


Рис. 98. Наследование катаракты.—По Неттльшипу из Плате.

и т. д. По отношению к последним ряд чрезвычайно важных данных собран Неттльшипом (1905, 1907, 1912), который проследил, например, ночную слепоту как типично-доминантную особенность в одной семье в течение 9 поколений на протяжении почти 3 столетий. Менее длинную родослов-

[1] Существуют серьезные основания думать, что все брахидактилики являются гетерозиготными особями, гомозиготные же формы здесь нежизнеспособны благодаря наличию и при этом летальных факторов.

ную, касающуюся наследственности катаракты, из работ того же исследователя изображает наш рис. 98.

Что касается до наследственных уродливостей и болезней рецессивного характера, то число их значительно меньше, и это объясняется, конечно, прежде всего тем, что проследить наследование рецессивной особенности значительно труднее по самому существу дела. Однако относительно некоторых болезней это все же удалось установить, и сюда относятся прежде всего эпилепсия и слабоумие, как это было установлено Дэвенпортом (1911). И та, и другая болезнь основываются на отсутствии известного фактора, который имеется у нормального человека, и, можно думать, такой же характер носят и некоторые другие психические заболевания, например, dementia praecox по исследованиям Рюдина (1916) и другие. Фетчер (1925) считает, что и наклонность к различным половым извращениям обусловливается тоже наличием особых рецессивных генов. Конечно, рецессивные болезни не ограничиваются только душевными заболеваниями (можно указать на некоторые рецессивные же кожные заболевания, бронхиальную астму, близорукость, как это недавно было установлено Лепиным (39) и др.), но в общем их известно меньше, чем наследственных доминантных болезней.

Чрезвычайно интересную группу наследственных болезней человека представляют некоторые ограниченные полом болезни, которые всегда или почти всегда поражают только один пол. К этому в некоторых случаях присоединяется еще одно загадочное явление, именно, что тот пол, который страдает этой болезнью (обыкновенно мужчины), передает скрытый зачаток ее потомкам не своего, а противоположного пола (т.-е. женщинам), а от них уже рождаются снова лица, пораженные данной болезнью. По выражению Плате, подобные болезни, встречаясь только у мужчин, наследуются не от больного отца, а от здоровой матери, которая является носителем или передаточной инстанцией для данной болезни. Поэтому для этого вида наследственности Плате предлагает особый термин «гинефорное» наследование.

Наиболее известными из подобных болезней являются гемофилия (отсутствие способности крови к свертыванию, почему для гемофилика опасна даже легкая рана) и цветная слепота, или дальтонизм (неспособность различать некоторые цвета, чаще всего красный и зеленый).[1] Они прослежены достаточно подробно в целом ряде семейств, при чем твердо установлено, что эти болезни наследуются от отца к внуку через здоровых по внешности дочерей. Таким образом, мужчина, имеющий по восходящей линии предка-гемофилика или дальтониста, если он сам здоров, никогда не передаст этой болезни потомству, напротив, здоровая женщина из подобной семьи легко может передать ее своим сыновьям.

[1] Так же, повидимому, наследуются ночная слепота (гемеролопия), ряд других болезней и даже известные психические задатки — например, по исследованиям Дэвенпорта (11), страсть к бродяжничеству или номадизм.

Наш рис. 99 изображает наследование гемофилии в семействе Мампель, где в течение 5 поколений было 111 мужчин и из них 37, т.-е. 33%, страдали этой болезнью, тогда как все женские члены этой семьи были по внешности здоровы и лишь передавали заболевание своим сыновьям. Эта родословная заимствована из книги Дэвенпорта, почему, как это вообще принято в Америке (между прочим, во всех изданиях Нью-Иоркского Бюро по Евгенике), вместо значков ♂ и ♀ мы встречаем в ней обозначение мужчин в виде квадратиков, женщин в виде кружков.

Однако, чем можно объяснить этот оригинальный случай наследственности и с какими из разобранных выше явлений более общего характера его можно поставить в связь? Полный свет на этот вопрос был пролит

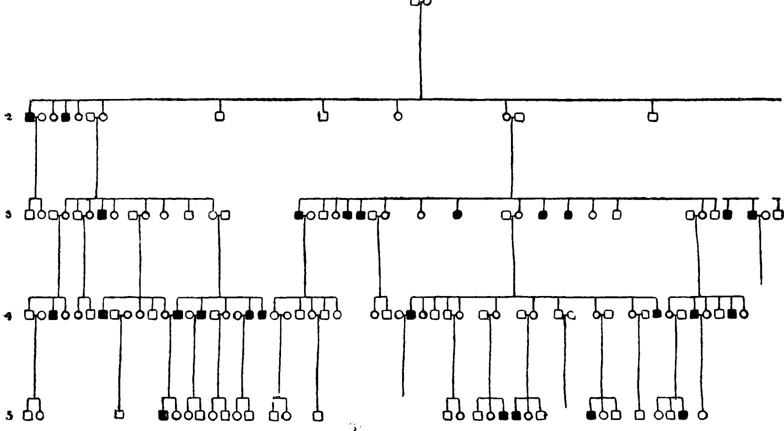


Рис. 99. Наследование гемофилии в семействе Мампель. — По Лоссену из Дэвенпорта.

работами Донкастера (15) и Вильсона (54), которые независимо друг от друга пришли к заключению, что здесь мы имеем дело с явлением ограниченной полом наследственности при допущении, что гетерозиготным или гетерогаметичным является у человека мужской пол.

В самом деле, согласно данным, изложенным выше в главе VII, мужчина в смысле фактора пола является гетерозиготным и образует два сорта половых продуктов: с X-хромозомой и без нее (рис. 66), тогда как женский пол гомозиготен, обладает в соматических клетках двумя X-хромозомами, и все яйца содержат по одной такой хромозоме. Примем теперь, что фактор, от которого зависит возникновение гемофилии или дальтонизма, локализован в X-хромозоме, при чем эти патологические состояния являются рецессивными, нормальное же состояние, т.-е. отсутствие этих страданий, доминантно. Тогда буквой n можно обозначить наклонность к патологиче-

скому состоянию (гемофилии или цветной слепоте), буквой же N нормальное состояние. Так как у женщины в ее клетках две X-хромозомы, а у мужчины одна, то ход наследования на буквах можно изобразить следующим образом:

	♂♂		♀♀	
P	nO (больной отец)		NN (здоровая мать)	
гаметы	n, O		N, N	
F_1	NO (здоровый сын)		Nn (здоровая дочь-носительница)	
гаметы	N, O		n, N	
F_2	nO (больной внук)	NO (здоровый внук)	Nn (здоровая внучка-носительница)	NN (здоровая внучка)

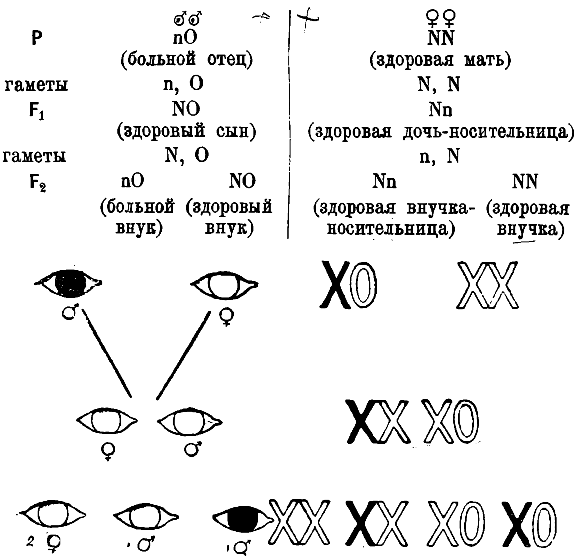


Рис. 100. Схема наследования цветной слепоты. — Из Моргана.

Наш рис. 100 изображает подобную же схему наследования цветной слепоты, при чем здесь черным цветом отмечена та X-хромозома, в которой локализован болезнетворный зачаток. — Таким образом, и этот наиболее сложный и темный случай патологической наследственности у человека получает достаточное освещение с точки зрения новых данных в этой области.

Заметим, что очень, правда, редко попадаются и женщины-дальтоники; однако их происхождение после изложенного выше не может вызывать каких-либо сомнений. Это бывает в тех случаях, когда дальтоник-мужчина вступит в брак с женщиной-носительницей данного свойства (nO × nN): в результате этого получаются больные и здоровые сыновья (nO и NO) и здоровые и больные дочери (Nn и nn).[1]

[1] Юст предполагает теперь, что в различных случаях дальтонизма (слепота на зеленый и слепота на красный цвет) мы имеем члены множественной аллеломорфы (33).

Однако гемофилия, дальтонизм и указанные выше другие страдания того же типа относятся к числу рецессивных. Вполне мыслимо, однако, что по типу ограниченной полом наследственности будет передаваться и доминантное страдание, если его ген локализован в X-хромозоме. В этом случае больной отец должен передавать такое страдание всем дочерям, а больная мать — или половине сыновей и дочерей или всем детям, согласно схеме, на которой большая буква обозначает уже болезненное состояние:

	♂♂		♀♀	♂♂		♀♀	♂♂		♀♀
P	NO	×	nn	nO	×	Nn	nO	×	NN
F_1	nO		Nn	NO, nO		Nn, nn	NO		Nn

Благодаря этому такое страдание будет чаще встречаться у женщин, чем у мужчин.—Именно так, по Ленцу, установившему этот тип наследования (38), передаются базедова болезнь, маниакально-депрессивное сумасшествие, расположение к воспалению сердечных клапанов и т. д.

Наконец, нельзя не отметить, что недавно Кастлем (4) описан случай наследования сростания пальцев на ногах (так называемые «перепончатые» пальцы), которые всегда передавались только по мужской линии (рис. 101). Очевидно, мы имеем в этом случае наследование и у человека известной особенности через Y-хромозому, что до последнего времени наблюдалось только у рыб (см. стр. 179). В виду этого наличность и у человека Y-хромозомы едва ли может возбуждать какие-либо сомнения.

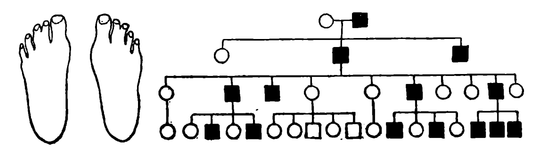


Рис: 101. Перепончатые пальцы на ногах и исследование этого уродства в одной семье. — Из Кастля.

В результате нашего краткого и по необходимости далеко не полного обзора нельзя не вынести убеждения в той важной роли, которую играет наследственность у человека. «Красивы ли мы или безобразны, долго ли сохраняем на своей голове волосы или же на ней рано появляется лысина, велика или мала общая продолжительность нашей жизни, свойствен ли нам оптимистический взгляд на вещи или глубоко пессимистическое настроение, обладаем ли мы большими духовными дарами или же только преклоняемся перед талантами других,—все это зависит не от нас и не от нашей доброй воли, а от строения и состава тех ничтожных наследственных масс, которые когда-то были скрыты в ядрах половых клеток, из слияния которых мы произошли», говорит Плате.

Несомненно, большую роль в жизни человека играют чисто внешние влияния, начиная с ряда болезней, перенесенных нами или нашими бли-

жайшими предками, и кончая теми социальными условиями и условиями воспитания, в которых мы росли. Однако не следует переоценивать значения этих влияний, особенно с точки зрения интересов не отдельного лица, а ряда поколений. Благоприобретенные болезни могут тяжело отразиться на отдельном индивидууме и его ближайшем потомстве, но если нет налицо определенного наследственного предрасположения к данной болезни, дело не пойдет дальше длительной модификации, и она сгладится через несколько поколений. Несомненно, этим объясняется, что человечество не вымерло еще, несмотря на ряд свирепствовавших в прежнее время болезней, да и довольно сильную заболеваемость многими из них и теперь. — Гораздо важнее болезней приобретенных болезни наследственные, подобно многим душевным заболеваниям, той же гемофилии и некоторым другим, характер которых еще ждет своего выяснения. Раз подпав под влияние данного заболевания, члены такого семейства будут платить ему дань в каждом поколении, и нет никакой возможности избежать при этом своей судьбы. Точно так же условиями воспитания, обучения и пр. можно лишь развить в себе уже имеющийся задаток, но мы лишены возможности создать его вновь. Словом, наиболее важно в жизни каждого человека то, что по-немецки обозначается словом «Erbgut» (наследственное богатство), так как прежде всего это каждый из нас получает от родителей и передает в свою очередь ряду следующих поколений.

Отсюда понятно возникновение особого направления, получившего название евгеники (eugenics), которое стремится к улучшению человечества путем создания в процессе размножения лучших комбинаций наследственных зачатков и устранения худших. Основателем этого направления является Гальтон, определявший евгенику как науку, изучающую все те влияния, которыми могут быть улучшены прирожденные качества расы, и видевший в ней «евангелие будущего человечества» (20).

С точки зрения этого направления каждая человеческая личность имеет право на свою долю личного счастья, но обязанностью государства является забота о характере будущих поколений, о том, чтобы наследственные недостатки, уродства и болезни передавались по возможности в меньшем количестве нашим потомкам. «Каждое человеческое существо имеет право быть «благородным», т.-е. иметь здоровый ум в здоровом теле»,— говорится в програме деятельности одного из американских евгенических бюро, и во имя этого права обязанностью государства является известное регулирование и надзор за размножением его сограждан.

Почти во всех законодательствах имеются известные ограничения этого рода, носящие евгенический характер: запрещение браков между близкими родственниками, или при известных (правда, очень немногих) болезнях и т. д. Евгеники идут дальше и требуют установления обширной евгенической программы частью положительного, частью запретительного характера, иначе, по их мнению, культурному человечеству грозит близкое вырождение и гибель, подобно многим древним цивилизациям [см. прекрасную

*

книгу Шалльмайера (47), который выступил в защиту этих идей, не зная ничего о деятельности Гальтона и одновременно с ним].

Интересно отметить, что на путь более широкой евгенической программы, преимущественно запретительного характера, вступили в последние годы многие штаты Северной Америки. В законодательном порядке в них принят ряд ограничений, препятствующих вступлению в брак, при чем к числу таких причин отнесены не только душевные болезни, но в некоторых штатах и алкоголизм, половые болезни, слабость легких и т. д. Второй мерой, направленной на прекращение размножения дегенеративных элементов, является так называемая стерилизация, т.-е. лишение возможности оставить потомство (с сохранением половой способности) путем перерезки семенных канатиков у мужчин (вазектомия) и яйцеводов у женщин (овидуктомия). Согласно новым законам некоторых штатов подобная стерилизация должна производиться по постановлению соответствующей инстанции над слабоумными, идиотами, душевно-больными, алкоголиками, сифилитиками и т. д.

Для более подробного ознакомления с вопросом об евгенике в Соединенных Штатах можно указать читателю на очень интересную книгу Г. Гоффманна (26) или на недавно вышедшую книгу Лафлина (36). Здесь же отметим, что большинство этих законов остается, к счастью, только на бумаге, и случаи практического применения их встречаются очень редко. Нельзя также не отметить, что даже в американской литературе раздается много голосов против целесообразности издания подобных законов, пока наше знакомство с явлениями наследственности у человека еще только начинается. Вообще, чрезвычайно сомнительно, чтобы меры запретительного и даже карательного характера могли много дать в такой глубоко интимной области, какою является область половых отношений у человека.

Однако несомненно, что мирная пропаганда евгенических идей, распространение их в самых широких кругах населения принесет гораздо больше пользы, чем угроза стерилизацией какому-нибудь дегенерату или больному. На этот более правильный и плодотворный путь вступила раньше других та же Америка, в которой, как можно видеть по данным, сообщаемым Гоффманном, евгеника и евгенические идеи нашли себе место не только в высшей, но и в низшей школе.

Еще более важным делом является изучение вопросов наследственности у человека, что возможно лишь при создании для этого особых институтов, так как собирание необходимых данных возможно лишь при широкой постановке дела и коллективной работе ряда специалистов. Почин в этом отношении был положен Гальтоном, основавшим в 1905 году при лондонском университете Евгеническую Лабораторию, во главе которой стоит Пирсон. Еще более крупным учреждением является американское Бюро по Евгенике (Eugenics Record Office), о котором мы уже говорили, помещающееся в окрестностях Нью-Иорка и руководимое Дэвенпортом. Его главной задачей является собирание данных о наследственности

в различных семействах, но оно дает также евгенические советы желающим вступить в брак.

Таким образом, страны, говорящие на английском языке, идут в этом отношении, как и вообще при разработке вопросов наследственности, впереди других. На материке Европы евгенические идеи пользуются меньшим распространением, хотя за последнее время в целом ряде стран (Германия, Швеция, Франция, Италия и др.) возникли евгенические общества, а близ Стокгольма в Упсале в мае 1921 года открыт первый государственный научно-исследовательский институт по евгенике, во главе которого стоит Лундборг.

У нас в СССР первые организации евгенического характера возникли в 1920 году в Москве, а именно Евгенический Отдел Института Экспериментальной Биологии и стоящее в связи с ним Русское Евгеническое Общество; их организатором является проф. Н. К. Кольцов, а печатным органом «Русский Евгенический Журнал» (45). В начале 1921 года при Академии Наук в Ленинграде возникло Бюро по Евгенике, которым заведует автор этой книги; органом этого Бюро являются «Известия Бюро по Евгенике» (30). Такие же учреждения имеются теперь в Киеве («Бюро по изучению наследственности у человека», организованное проф. А. А. Кронтовским) и в других городах. Подробнее об евгенике см. книгу Юдина (31) и небольшую нашу книжку (43).

Заканчивая наш краткий обзор евгенических идей и практических мероприятий в этом направлении, мы не можем не привести в заключение глубоко верных слов Донкастера по этому поводу: «Приходится признать, что в настоящее время эти вопросы не входят в область практической политики, но вряд ли можно сомневаться, что нация, которая сумеет ввести их в практику жизни, быстро приобретет мировое господство». Впрочем, перед евгеникой, как своего рода «новым евангелием», стоит, несомненно, и более высокая задача: именно спасение всего человечества от грозящего ему вырождения.

Указатель литературы.

Этот указатель литературы отнюдь не претендует на какую-либо полноту. В нем приведены лишь те сочинения, на которые приходилось делать ссылки в тексте, почему сюда и вошли лишь важнейшие и руководящие произведения.

ГЛАВА I.

1) Дарвин. Прирученные животные и возделанные растения (Собр. сочин. в изд. Поповой, т. III).
2) Galton. Experiments in pangenesis. — Proc. R. Soc. 1871.
3) Galton. Theory of heredity. — Contemporary Review. 27. 1875.
4) Haeckel. Generelle Morphologie der Organismen. Bd. II. Berlin. 1866.
5) Гертвиг, О. Клетка и ткани. Пер. Бородина и Холодковского. Т. II. Спб. 1900.
6) Lucas. Traité philosophique et physiologique de l'hérédité naturelle. Paris. T. I. 1847, T. II. 1850.
7) Nägeli. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München u. Leipzig. 1884.
8) Спенсер. Недостаточность естественного подбора. Изд. журн. «Научное Обозрение». Спб. 1894.
Вейсманн. Всемогущество естественного подбора. Изд. журн. «Научное Обозрение». 1894.
9) de Vries. Intracellulare Pangenesis. Jena. 1889.
10) de Vries. Die Mutationstheorie. Leipzig. Bd. I. 1901, Bd. II. 1903.
11) Weismann. Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen. Jena. 1892.
12) Weismann. Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena. 1892.
13) Weismann. Vorträge über Deszendenztheorie. 3 Aufl. Jena. 1913.

ГЛАВА II.

В качестве сводок по экспериментальной эмбриологии можно указать:

1) Maas. Einführung in die experimentelle Entwicklungsgeschichte. Wiesbaden. 1903.
2) Jenkinson. Experimental embryology. Oxford. 1909.

---

3) Bagg. Hereditary abnormalities of the viscera. Amer. Journ. Anat. 36. 1925.
4) Baur. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 3—4 Aufl. Berlin. 1909, 5—6 Aufl. Berlin. 1922.
5) Castle and Phillips. On germinal transplantation in vertebrates. — Carnegie Instit. Washingt. Publicat. 144. 1911.
6) Correns. Bastarde zwischen Maisrassen mit besonderer Berücksichtigung der Xenien. — Bibliotheca botanica. 53. 1901.

7) Davenport. Transplantation of ovaries in chickens. — Journ. Morph. 22. 1911.
8) Ewart. Guide to the Zebra hybrids etc. Edinburgh. 1900.
9) Federley. Die Bedeutung der polymeren Faktoren für die Zeichnung der Lepidopteren.— Hereditas. 1. 1920.
10) Finlay. The effect of different species lens-antilodies on pregnant mice and rats and their progeny. — Brit. Journ. Exp. Biol. 1. 1924.
11) Fischer. Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. — Allg. Zeitschr. f. Entomologie. 6. 1901.
12) Guthrie. Further results of transplantation of ovaries in chickens. — Journ. Exp. Zool. 5. 1908.
13) Guyer a. Smith. Studies on cytolisins. II. Transmission of induced eye defects. — Journ. Exp. Zool. 31. 1920.
14) Guyer a. Smith. Further studies on inheritance of eye defects induced in rabbits. — Ibid. 38. 1924.
15) Haeckel. Generelle Morphologie der Organismen. Bd. II. Berlin. 1866.
16) Haecker. Über Gedächtnis, Vererbung und Pluripotenz. Jena. 1914.
17) Herbst. Beiträge zur Entwicklungsphysiologie der Färbung und Zeichnung der Tiere. 1. Der Einfluss gelber, weisser und schwarzer Umgebung auf die Zeichnung von Salamandra maculosa. — Abh. Heidelb. Akad. Mat.-nat. Kl. 7. 1919.
18) Herbst. 2. Die Weiterzucht der Tiere in gelber und schwarzer .Umgebung. — Arch. Entw. Mech. 102. 1924.
19) Holdefleiss. Versuche über Xenienbildung und Vererbungsgesetze bei der Kreuzung von Hühnern. — Berichte phys. Lab. Landw. Inst. Univ. Halle. 20. 1911.
20) Huxley and Carr-Sannders. Absence of prenatal effects of lens-antilodies in rabbits. — Brit. Journ. Exp. Biol. 1. 1924.
21) Iollos. Experimentelle Untersuchungen an Infusorien. — Biol. Centrbl. 33. 1913.
22) Iollos. Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Infusorien. — Arch. Protistenk. 43. 1921.
23) Исаев. Химеры. — Тр. Прикл. Бот. Сел. 13. 1924.
24) Исаев. Этюды об органических регуляциях. Экспериментальные исследования над гидрами. — Тр. Лгр. Общ. Ест. 53. 1924.
25) Issayev. Researches on animal chimaeras. — Journ. Gen. 14. 1924.
26) Иванов и Фальц-Фейн. К вопросу о телегонии. — Изв. Спб. Биол. Лаб. 13. 1913.
27) Kaltenbach. Über Eierstocktransplantation bei Rouen-und Pökingenten. — Zeit. ind. Abst. Ver. 17. 1917.
28) Kammerer. Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. — Arch. Entw. Mech. I. II. (Salamandra) — Bd. 25. 1907; III. (Alytes) — Bd. 28. 1909.
29) Kammerer. Vererbung erzwungener Farbveränderungen. IV. Das Farbkleid des Feuersalamanders in seiner Abhängigkeit von der Umwelt. — Arch. Entw. Mech. 36. 1913.
30) Klatt. Keimdrüssentransplantationen beim Schwammspinner. — Zeit. ind. Abst. Ver. 22, 1919.
31) Кольцов. Новейшие попытки доказать наследственность благоприобретенных признаков. — Рус. Евг. Журн. 2. 1924.
32) Ламарк. Философия зоологии. Пер. под ред. Карпова. Москва. 1911.
33) Mac Dowell. Alcoholism and the behavior of white rats. II. — Journ. Exp. Zool. 37. 1923.
34) Морган. Наследственны ли приобретенные признаки. Лгр. Из-во Сеятель. 1925.
35) Pawlow. New researches on conditionel reflexes. — Science. 1923.
36) Prochnov. Die analytische Methode bei der Gewinnung der Temperatur-Aberrationen der Schmetterlinge. — Biol. Centrbl. 34. 1914.
37) Schultz, W. Vorschläge zum Studium der somatischen Vererbung etc. — Arch. Entw. Mech. 37. 1913.

38) Standfuss. Die Resultate 30-jähriger Experimente etc. — Verh. schweiz. Naturf. Ges. 1905.
39) Stockard and Papanicolau. The effects of alcohol on treated guinea-pigs and their descendants. — Journ. Exp. Zool. 26. 1918.
40) Tower. An investigation of evolution in chrysomelid beetles of the genus Leptinotarsa.— Carnegie Instit. Washingt. Publicat. 48. 1906.
41) Toyama. Maternal inheritance and mendelism. — Journ. Genet. 2. 1913.
42) Tschermak, A. Über Veränderung der Form, Farbe und Zeichnung von Kanarieneiern durch Bastardierung. — Pflügers Archiv. 148. 1912.
43) Tschermak, A. Über Verfärbung von Hühnereiern durch Bastardierung und über Nachdauer dieser Farbänderung. — Biol. Centrbl. 35. 1915.
44) Woltereck. Beitrag zur Analyse der Vererbung erworbener Eigenschaften: Transmutation und Praeinduktion bei Daphnia. — Verh. D. Zool. Ges. 1911.

ГЛАВА III.

Для знакомства с явлениями изменчивости можно указать:

1) Филипченко. Изменчивость и методы ее изучения (основы биологической вариационной статистики). 2-ое изд. Госиздата. Ленинград. 1926.

---

2) Banta. Selection in Cladocera on the basis of a physiological character. — Carn. Inst. Wash. Publ. 305. 1921.
3) Castle and Phillips. Piebald rats and selection. — Carn. Inst. Wash. Publ. 195. 1914.
4) Castle. Studies of heredity in rabbits, rats, and mice. — Carn. Inst. Wash. Publ. 288. 1919.
5) Ewing. Pure lines inheritance and parthenogenesis. — Biol. Bull. 26. 1914.
6) Fruwirth. Versuche zur Wirkung der Auslese. — Zeit. f. Pflanzenzücht. 3. 1916.
7) Galton. Natural inheritance. London. 1889.
8) Galton. To average contribution of each several ancestor to the total heritage of the offspring. — Proc. R. Soc. 61. 1897.
9) Hanel. Vererbung bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung von Hydra grisea. — Jena Zeit. Naturw. 43. 1907.
10) Hegner. Heredity, variation, and the appearance of diversities during the vegetative reproduction of Arcella dentata. — Genetics. 4. 1919.
11) Jennings. Heredity, variation and evolution in Protozoa. II. Heredity and variation of size and form in Paramaecium. — Proc. Amer. Phil. Soc. 47. 1908.
12) Jennings. Heredity, variation and the results of selection in the uniparental reproduction of Difflugia corona. — Genetics. 1. 1916.
13) Johannsen. Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien. Jena. 1903.
14) Johannsen. On nogle Mutationer i rene Linier. — Biol. Arbeider tilegn. E. Warming. 1911.
15) Johannsen. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 2 Aufl. Jena. 1913. Vorlesungen VII — XIII.
16) Коржинский. Гетерогенезис и эволюция. — Зап. Ак. Н. (VIII) 9. 1899.
17) Lashley. Results of continued selection in Hydra. — Journ. Exp. Zool. 20. 1916.
18) Mac Dowell. Bristle inheritance in Drosophila. I. II. III. — Journ. Exp. Zool. 19. 1915, 23. 1917, 30. 1920.
19) Mann. A demonstration of the stability of the genes of an inbred stock of Drosophila melanogaster under experimental conditions. — Journ. Exp. Zool. 38. 1923.
20) Morgan. The faillure of aether to produce mutations in Drosophila. — Amer. Nat. 48. 1914.

21) Morgan, Sturtevant, Muller and Bridges. The mechanism of mendelian heredity. New York. 1915.
22) Pearl and Surface. Is there a cumulative effect of selection?—Zeitsch ind. Abst. Ver. 2. 1909.
23) Pearl. Inheritance of fecundity in the domestic fowl.—Amer. Natur. 45. 1911.
24) Pearl. Seventeen years selection of a character showing sex-linked mendelian inheritance.—Amer. Natur. 49. 1915.
25) Пирсон. Грамматика науки. «Библиотека современной философии». Изд. Шиповника.
26) Кетлэ. Социальная физика или опыт о развитии способностей человека. 1869. (Перепечатано в Изв. Киев. Коммерч. Инст. за 1910, 1911, 1913 г.г.)
27) Root. Inheritance in the asexual reproduction of Centropyxis aculeata.—Genetics. 3. 1918.
28) Tower. An investigation of evolution in chrysomelid beetles of the genus Leptinotarsa.—Carnegie Instit. Washingt. Publicat. 48. 1906.
29) de Vries. Die Mutationstheorie. Leipzig. Bd. I. 1901, Bd. II. 1903.
30) de Vries. Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. Berlin. 1906.
31) Woltereck. Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speciell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden.—Verh. D. Zool. Ges. 1909.
32) Zeleny. The effect of selection for eye facet number in the white bar eye race of Drosophila melanogaster.—Genetics. 7. 1922.

ГЛАВЫ IV и V.

1) Mendel. Versuche über Pflanzenhybriden.—Verh. naturf. Ver. Brunn. 4. 1865.
2) Mendel. Über einige aus künstlicher Befruchtung gewonnene Hieracium-Bastarde.—Ibid. 8. 1869.
Оба произведения изданы в «Ostwalds Klassiker der exakten Wissenschaften» № 121. Leipzig. 1901; русский перевод Л. И. Бреславец в серии «Классики Естествознания», кн. 10, Госизд. 1923.
3) de Aberle. Hereditary anemia in mice and its relation to dominant spotting.—Amer. Nat. 59. 1925.
4) Bateson. Mendel's principles of heredity. Cambridge. 1909. 3 impr. 1913.
5) Bateson, Saunders, Punnett. Reports to the Evolution Commitee R. S. I. 1902 II. 1905. III. 1906. IV. 1908. V. 1909.
6) Bateson and Punnett. A suggestion as to the nature of the walnut comb in fowl.—Proceed. Cambridge Philos. Soc. 13. 1905.
7) Baur. Untersuchungen über die Erblichkeitsverhältnisse einer nur in Bastardform lebensfähigen Sippe von Antirrhinum majus.—Ber. D. Bot. Ges. 25. 1907.
8) Баур. Введение в экспериментальное изучение наследственности. Изд. Бюро по прикладной ботанике. Спб. 1913. Новые немецкие изд.: 2-ое—1914, 3-4-ое—1919, 5-6-ое—1922.
9) Baur. Vererbungs-und Bastardierungsversuche mit Antirrhinum.—Zeitschr. ind. Abst. Ver. 3. 1910.
10) Baur. Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschiede bei Antirrhinum.—Bibl. Gen. 4. 1924.
11) Castle. Heredity of coat characters in guinea pigs and rabbits.—Carn. Inst. Washington. Publicat. 23. 1905.
12) Castle (in collab. with Walter, Mullenix, Cobb). Studies of inheritance in rabbits—Carn. Inst. Washingt. Public. 114. 1909.
13) Castle. The inconstancy of unit-characters.—Amer. Nat. 46. 1912.
14) Castle and Phillips. Peibald rats and selection. — Carn. Inst. Wash. Publ. 195. 1914.

15) Castle and Fish. The black-and-tan rabbit and the significance of the multiple allelomorphs. — Amer. Nat. 49. 1915.
16) Castle. Genetics and eugenics. Cambridge. 2 ed. 1920, 3 ed. 1925.
17) Castle. Genetics of the japanese rabbit. — Journ. Gen. 14. 1924.
18) Castle. Heredity in rabbits and guinea pigs. — Bibliographia Genetica. 1. 1925.
19) Correns. Bastarde zwischen Maisrassen mit besonderer Berücksichtigung der Xenien.— Bibl. Botan. 53. 1901.
20) Correns. Scheinbare Ausnahmen von der Mendelschen Spaltungsregel für Bastarde.— Ber. D. Bot. Ges. 20. 1902.
21) Correns. Über Bastardierungsversuche mit Mirabilis-Sippen. — Ber. D. Bot. Ges. I. 20. 1902; II. 23. 1905.
22) Correns. Über die dominierenden Merkmale der Bastarde. — Ber. D. Bot. Ges. 21. 1903.
23) Correns. Ein typisch spaltender Bastard zwischen einer einjährigen und einer zweijährigen Sippe des Hyoscyamus niger. — Ber. D. Bot. Ges. 22. 1904.
24) Корренс. Новые законы наследственности. Москва. Изд. «Bios». 1913.
25) Cuénot. La loi de Mendel et l'hérédité de la pigmentation chez les souris.— Arch. zool. exp. et gén. Notes et Revue. 1902 — 1907.
26) Darbishire. On the results of crossing japanese waltzing mice with european albino races. — Biometrica. 2, 3. 1902, 1903.
27) Darbishire. On the result of crossing round with wrinkled peas. — Proc. R. Soc. 80. 1908.
28) Davenport. Inheritance in poultry. — Carn. Inst. Washingt. Publ. 52. 1907.
29) Davenport. Inheritance in canaries. — Carn. Inst. Wash. Publ. 95. 1908.
30) Davenport. Inheritance of characteristics in domestic fowl. — Carn. Inst. Washingt. Public. 121. 1909.
31) Detlefsen. A new mutation in the house mouse. — Amer. Nat. 55. 1921.
32) V. Dungern und Hirschfeldt. Über gruppenspezifische Strukturen des Blutes. — Zeit. f. Immunitätsforsch. 8. 1911.
33) Dunn. Types of white spotting in mice. — Amer. Nat. 54. 1920.
34) Durham. A preliminary account of the inheritance of coat colour in mice. — Rep. Evol. Comm. 4. 1908.
35) Durham. Further experiments on the inheritance of coat colour in mice. — Journ. Gen. 1. 1911.
36) East. A mendelian interpretation of variation that is apparently continuous. — Amer. Nat. 44. 1910.
37) East. The genotype hypothesis and hybridization. — Amer. Nat. 45. 1911.
38) East. Studies on size inheritance in Nicotiana. — Genetics. 1. 1916.
39) Engledow. Inheritance in barley. I. III. — Journ. Gen. 10 — 1920, 14 — 1924.
40) Feldman. A fourth allelomorph in the albino series in mice. — Amer. Nat. 56. 1922.
41) Gerould. Inheritance of polymorphism and sex in Colias philodice. — Amer. Nat. 45. 1911.
42) Goldschmidt. Einführung in die Vererbungswissenschaft. 2 Aufl. Leipzig und Berlin. 1913. 3. Aufl. Leipzig. 1920. (Во многом отличаются от 1-го издания, с которого сделан русский перевод П. Ю. Шмидта «Основы науки о наследственности». Спб. 1913).
43) Goldschmidt. Die quantitative Grundlage von Vererbung und Artbildung. — Vortr. u. Aufs. v. Roux. 24. 1920.
44) Haecker. Allgemeine Vererbungslehre. 2. Aufl. Braunschweig. 1912.
45) Hagedoorn. The genetic factors in the development of the house mouse which influence the coat colour etc. — Zeit. ind. Abst. Ver. 6. 1912.
46) Hagedoorn. Autocatalytical substances the determinants for the inheritable characters.— Vortr. u. Aufs. v. Roux. 12. 1911.
47) Hurst. Mendelian characters in plants and animals. — Rep. III Conf. Genet. 1906.

48) Ibsen and Steigleder. Evidence for the death in utero of the homozygous yellow mice. — Amer. Natur. 51. 1917.
49) Ibsen. Tricolor inheritance I. — Genetics. 1. 1916.
50) Ibsen. The triple allelomorphic series in guinea pigs. — Genetics. 4. 1919.
51) Johannsen. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 2 Aufl. Jena. 1913.
52) Kirkham. The fate of homozygous yellow mice. — Journ. Exp. Zool. 28. 1919.
53) Кольцов. Генетический анализ окраски у морских свинок. — Изв. Инст. Эксп. Биол. 1. 1921.
54) Кольцов. О наследственных химических свойствах крови. — Усп. Эксп. Биологии. I, в. 3 — 4. 1922.
55) Lang. Über die Bastarde von Helix hortensis Müll. und Helix nemoralis L. Eine Untersuchung zur experimentellen Vererbungslehre. Jena. 1908.
56) Lang. Über Vererbungsversuche. — Verh. D. Zool. Ges. 1909.
57) Lang. Über alternative Vererbung bei Hünden. — Zeit. ind. Abst. Ver. 3. 1910.
58) Lang. Die Erblichkeitsverhältnisse der Ohrenlänge der Kaninchen nach Castle und das Problem der intermediären Vererbung und Bildung konstanter Bastardrassen. — Zeit. ind. Abst. Ver. 4. 1910.
59) Lang. Fortgesetzte Vererbungsstudien. (II. Die Hautfarbe der Mulatten und die Hypothese der Polymerie). — Zeit. ind. Abst. Ver. 5. 1911.
60) Learmonth. The inheritance of specific isoagglutinins in human blood. — Journ. Genet. 10. 1920.
61) Lippincott. Further data on the inheritance of blue in poultry. — Amer. Natur. 55. 1921.
62) Little. The relation of yellow coatcolor and blackeyed white spotting of mice in inheritance. — Genetics. 2. 1917.
63) Morgan. Multiple allelomorphs in mice. Amer. Natur. 48. 1914.
64) Morgan, Sturtevant, Muller and Bridges. The mechanism of mendelian heriedity. New York. 1915.
65) Morgan. A critique of the theory of evolution. Princeton. 1916.
66) Morgan. Inheritance of number of feathers of the fantail pigeon. — Amer. Nat. 52. 1918.
67) Morgan. Die stoffliche Grundlage der Vererbung. Deutsch von Nachtsheim. Berlin. 1921.
68) Morgan, Bridges and Sturtevant. The genetics of Drosophila. — Bibliogr. Gen. 2. 1925.
69) Nabodrs. Studies of inheritance and evolution in Orthoptera. I. — III. — Journ. Genet. 3. 1914, 7. 1917.
70) Newell. Inheritance in the honey bee. — Science. 41. 1915.
71) Nilsson Ehle. Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Lund. I. 1909; II. 1911.
72) Nilsson Ehle. Multiple Allelomorphe und Komplexmutationen beim Weizen. — Hereditas. 1. 1920.
73) Pap. Über Vererbung von Farbe und Zeichnung bei dem Kaninchen. — Zeit. ind. Abst. Ver. 26. 1921.
74) Pearl. The mode of inheritance of fecundity in the domestic fowl. — Journ. Exp. Zool. 13 1912.
75) Pearl and Bartlett. The mendelian inheritance of certain chemical characters in maize. — Zeit. ind. Abst. Ver. 6. 1911.
76) Филипченко. Изменчивость и наследственность черепа у млекопитающих. I — II. — Русск. Арх. Анат., Гист., Эмбр. 1. 1916, 1917.
77) Филипченко. Наследование окраски у канареек. — Изв. Росс. Акад. Наук. 1919.
78) Филипченко. Выражение закона Менделя с точки зрения генотипической структуры. — Изв. Росс. Акад. Наук. 1919.
79) Plate. Die Erbformeln der Farbenrassen von Mus musculus. — Zool. Anz. 35. 1910.

80) Plate. Vererbungslehre und Deszendenztheorie. — Festschr. f. R. Hertwig. 2. 1910.
81) Plate. Vererbungslehre. Leipzig. 1913.
82) Plate. Vererbungsstudien an Mäusen. — Arch. Entw. Mech. 44. 1918.
83) Punnett. Coat colour in rabbits. — Journ. Genet. 2. 1912.
84) Punnett and Bailey. On inheritance of weight in poultry. — Journ. Genet. 4. 1914.
85) Punnett and Bailey. Genetic studies in rabbits. I. On the inheritance of weight.— Journ. Genet. 8. 1918.
86) Punnett and Bailey. Genetic studies in poultry. II. Inheritance of egg-colour and broodiness. — Journ. Genet. 10. 1920.
87) Shull. Duplicate genes for capsule form in Bursa bursa pastoris. — Zeit. ind. Abst. Ver. 12. 1914.
88) So and Imai. The types of spotting in mice and their genetic behaviour. — Journ. Genet. 9. 1920.
89) Sturtevant. The himalayan rabbit case with some considerations on multiple allelomorphs. — Amer. Nat. 47. 1913.
90) Tammes. Das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung. — Recueil des travaux botaniques Néerlandais. 8. 1911.
91) Tammes. Genetic analysis, schemes of cooperation and multiple allelomorphs of Linum usitatissimum. — Journ. Gen. 12. 1922.
92) Tower. The determination of dominance and the modification of behaviour in alternative inheritance. — Biol. Bullet. 18. 1910.
93) Toyama. Mendels law of heridity as applied to the silkworm crosses. Biol. Centrbl. 26. 1906.
94) Toyama. On the varying dominance of certain white breeds of the silkworm, Bombyx mori. — Zeit. ind. Abst. Ver. 7. 1912.
95) Toyama and Mori. On the zygotic constitution of dominant and recessive whites in the silkworm, Bombyx mori. — Zeit. ind. Abst. Ves. 10. 1913.
96) Вавилов. Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям. Москва. 1918.
97) Wright. The albino series of allelomophs in guinea-pigs. — Amer. Nat. 49. 1915.
98) Wright. Color inheritance in mammals. — Journ. Hered. 8. 1917, 9. 1918.

ГЛАВА VI.

1) van Beneden. Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fecondation et la division cellulaire. — Arch. Biol. 4. 1883.
2) Boveri. Zellenstudien. I, II, III. — Jena. Zeit. 21, 22. 24. 1887, 88, 90.
3) Boveri. Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Kernsubstanz. Jena. 1904.
4) Boveri. Die Entwicklung dispermer Seeigel-Eier. Jena. 1907.
5) Brauer. Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. — Arch. mikr. Anat. 42. 1893.
6) Conclin. Heredity and environment. New York. 1915.
7) Flemming. Zellsubstanz, Kern und Kernteilung. Leipzig. 1882.
8) Godlevski. Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet. — Vortr. u. Aufs. v. Roux. 9. 1909.
9) Haecker. Die Vorstadien der Eireifung. — Arch. mikr. Anat. 45. 1895.
10) Hertwig, O. Das problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena. 1884.
11) Hertwig, O. Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. — Arch. mikr. Anat. 36. 1890.
12) Левитский. Материальные основы наследственности. Киев. 1924.
13) Лёб. Организм как целое. Госизд. 1925.
14) Meves. Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. — Arch. mikr. Anat. 72. 1908.
15) Montgomery. A study of the chrmosomes of the germ cells of Metazoa. — Trans. Amer. Phil. Soc. 20. 1901.

16) Морган. Структурные основы наследственности. Госизд. 1923.
17) Rabl. Über Zellteilung. — Morph. Jahrb. 10. 1885.
18) Rückert. Zur Eireifung der Copepoden. — Anat. Hefte. 4. 1894.
19) Sharp. An introduction to cytology. New York. 1921.
20) Strasburger. Neue Untersuchungen über die Befruchtungsvorgänge bei den Phanerogamen, eine Theorie der Vererbung. Jena. 1884.
21) Strasburger. Über periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen. — Biol. Cbl. 14. 1894.
22) Страсбургер. Реальные основания учения о наследственности. СПБ. 1912.
23) Sutton. The chromosomes in heredity. — Bibl. Bull. 4. 1904.
24) Waldeyer. Über Karyokinese und ihre Beziehung zu den Befruchtungsvorgängen. — Arch. mikr. Anat. 32. 1888.
25) Wilson. The cell in development and heredity. 3-d ed. New York. 1925.

ГЛАВЫ VII и VIII.

1) Aida. On the inheritance of color in a fresh-water fish Aplocheilus latipes. — Genetics. 6. 1921.
2) Allen. On basis of sex inheritance in Sphaerocarpos. — Proc. Am. Phil. Soc. 58. 1919.
3) Bateson and Punnett. Reports to the Evolution Committee R. S. IV. 1908.
4) Bateson and Punnett. The heredity of sex. — Science. 27. 1908.
5) Bateson and Punnett. On inheritance of the peculiar pigmentation of the silky fowl. — Journ. Genet. 1. 1911.
6) Bateson and Punnett. On gametic series involving reduplication of certain terms. — Journ. Gen. 1. 1911.
7) Baur. Vererbungs- und Bastardierungsversuche mit Antirrhinum. II. Factorenkoppelung. — Zeit. ind. Abst. Ver. 6. 1912.
8) Boring and Pearl. The odd chromosome in the spermatogenesis on the domestic chicken. — Journ. Exp. Zool. 16. 1914.
9) Bridges. Non-disjunction as proof of the chromosome theory of heredity. — Genetics. 1. 1916.
10) Bridges. Deficiency. — Genetics. 2. 1917.
11) Bridges. Duplications. — Anat. Record. 15. 1919.
12) Bridges and Morgan. The second chromosome group of mutant characters. — Carn. Inst. Wash. Publ. 278. 1919.
13) Bridges. The origin of variations in sexual and sex-limited characters. — Amer. Nat. 56. 1922.
14) Bridges. Aberrations in chromosomal materials. — Eug. Gen. Fam. 1. 1923.
15) Bridges and Morgan. The third chromosome group of mutant characters. — Carn. Inst. Wash. Publ. 327. 1923.
16) Castle. The heredity of sex. — Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. 40. 1904.
17) Castle. Studies of inheritance in guinea pigs and rats. — Carn. Inst. Wash. Publ. 241. 1916.
18) Castle. Linked genes in rabbits. — Science. 53. 1921.
19) Correns. Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes. Berlin. 1907.
20) Cuénot. Sur la détermination du sexe chez les animaux. — Bull. Sc. France Belg. 32. 1899.
21) Doncaster a. Raynor. Breeding experiments with Lepidoptera. — Proc. Zool. Soc. London. 1906.
22) Doncaster. On sex inheritance in the moth Abraxas grossulariata and its var. lacticolor. — IV Rep. Ev. Com. 1908.
23) Doncaster. On sex limited inheritance in cats and its bearing on the sex limited transmission of certain human abnormalities. — Journ. Gen. 3. 1913.
24) Doncaster. On the relation between chromosomes, sex limited transmission and sex determination in Abraxas grossulariata. — Journ. Gen. 4. 1914.

25) Goldschmidt. Erblichkeitsstudien an Schmeterlingen. I. Untersuchungen über die Vererbung der secundären Geschlechtscharaktere und des Geschlechts. — Zeit. ind. Abst. Ver. 7 1912.
26) [Correns] — Goldschmidt. Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes. Berlin. 1913.
27) Goldschmidt. Experimental intersexuality and the sex problem. — Am. Nat. 50. 1916.
28) Goldschmidt. A further contribution to the theory of sex. — J. E. Z. 22. 1917.
29) Goldschmidt. Crossing over ohne Chiasmatypie? — Genetics. 2. 1917.
30) Goldschmidt. Untersuchungen über Intersexualität. — Zeit. ind. Abst. Ver. 23. 1920.
31) Гольдшмидт. Механизм и физиология определения пола. Госизд. 1923.
32) Goldschmidt. Die Reifeteilungen der Spermatozoyten in den Gonaden intersexueller Weibchen des Schwammspinners. — Biol. Zbl. 42. 1922.
33) Goldschmidt. Über Vererbung im Y-Chromosom. — Biol. Zbl. 42. 1922.
34) Goldschmidt und Pariser. Triploide Intersexe bei Schmetterlingen. — Biol. Zbl. 43. 1923.
35) Gowen. A biometrical study of crossing over. — Genetics. 4. 1919.
36) Guyer. Studies on the chromosomes of the common fowl. — Biol. Bull. 31. 1916.
37) Haldane. Reduplication in mice. — Journ. Genet. 5. 1915.
38) Haldane. The combination of linkage value and the calculation of distance between the loci of linked factors. — Journ. Genet. 8. 1919.
39) Hertwig, R. Über das Problem der sexuellen Differenzierung. — Verh. D. Zool. Ges. 1905.
40) Hertwig, R. Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem. — Verh. D. Z. Ges. 190, 1907.
41) Hertwig, R. Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen. — Biol. Centrbl. 32. 1912.
42) Hertwig, G. u. P. Die Vererbung des Hermaphroditismus bei Melandrium. — Zeit. ind. Abst. Ver. 28. 1922.
43) Hoge. Another gene in the fourth chromosome of Drosophila. — Am. Nat. 49. 1915.
44) Janssens. La théorie de la chiasmatypie. — Cellule. 25. 1909.
45) Jennings. The numerical relations in the crossing over of the genes. — Genetics. 8. 1923.
46) Kosminsky. Über Erzeugung von Intersexen bei Stilpnotia salicis L. — Biol. Zbl. 44. 1924.
47) Кушакевич. История развития половых желез у Rana esculenta. — К вопросу об определении пола. СПБ. 1910.
48) Lindstrom. Genetical research with maize. — Genetica. 5. 1923.
49) Lippincott. Further data on the inheritance of blue in poultry. — Amer. Nat. 55. 1921.
50) Little. Colour inheritance in cats. — Journ. Genet. 8. 1919.
51) Mac Clung. Note on the accessory chromosomes. — Anat. Anz. 20. 1902.
52) Metz. Chromosome studies in the Diptera. I, II. — Journ. Exp. Zool. 17. 1914, 21. 1916. III. — Am. Nat. 50. 1916.
53) Metz, Moses and Mason. Genetis studies on Drosophila virilis. — Carn. Inst. Wash. Publ. 328. 1923.
54) Morgan. Sex limited inheritance in Drosophila. — Science. 32. 1910.
55) Morgan. An attempt to analyse the constitution of the chromosomes on the basis of sex limited inheritance in Drosophila. — Journ. Exp. Zool. 11. 1911.
56) Morgan and Goodale. Sex-linked inheritance in poultry. — Ann. N. Y. Ac. Sc. 22. 1929.
57) Morgan, Sturtevant, Muller and Bridges. The mechanism of mendelian heredity. New York. 1915.
58) Morgan and Bridges. Sex-linked inheritance in Drosophila. — Carn. Inst. Wash. Publ. 237. 1916.
59) Morgan. Die stoffliche Grundlage der Vererbung. Deutsch von Nachtsheim. Berlin. 1921.

60) Morgan, Bridges and Sturtevant. The Genetics of Drosophila. — Bibliographia Genetica. 2. 1925.
61) Muller. A gene for the fourth chromosome of Drosophila. — Journ. Exp. Zool. 17. 1914.
62) Навашин. Гетеро- и идиохромозомы растительного ядра. — Изв. Ак. Наук. 1915.
63) Painter. A comparative study of the chromosomes of Mammals. — Amer. Nat. 59. 1925.
64) Pearl und Surface. On the inheritance of the barred color pattern in poultry. — Arch. Entw. Mech. 30. 1910.
65) Plough. The effect of temperature on crossing over in Drosophila. — Journ. Exp. Zool. 24. 1917.
66) Plough. Further studies on the effect of temperature on crossing-over. — Journ. Exp. Zool. 32. 1921.
67) Punnett. Linkage in the sweet pea (Lathyrus odoratus). — Journ. Genet. 13. 1923.
68) Schleip. Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. — Erg. u. Fortschr. Zool. 3. 1912.
69) Schmidt. The genetic behaviour of a secondary sexual character. — C. R. Trav. Lab. Carlsberg. 14. 1920.
70) Schultze, O. Zur Frage von den geschlechtsbildenden Ursachen. — Arch. micr. Anat. 63. 1903.
71) Seiler. Das Verhalten der [Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. — Arch. Zellforsch. 13. 1914.
72) Seiler. Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. I, II. — Arch. Zellf. 15. 1920. 16. 1921.
73) Stevens. Studies in spermatogenesis with especial reference to the «accessory chromosome». — Carn. Inst. Wash. Publ. 36. 1905.
74) Strasburger. Versuche mit diözischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. — Biol. Cenrtbl. 20. 1900.
75) Sturtevant. The linear arrangement of six sex-linked factors in Drosophila as shown by their mode of association. — Journ. Exp. Zool. 14. 1913.
76) Sturtevant. The behaviour of the chromosomes as studied trough linkage. — Zeit. ind. Abst. Ver. 13. 1915.
77) Sturtevant. Crossing over without chiasmatype. — Genetics. 2. 1917.
78) Sturtevant. Inherited linkage variation in the second chromosome. — Carn. Inst. Publ. 278. 1919.
79) Sturtevant. Genetic studies on Drosophila simulans. — II, III. — Genetics. 6. 1921.
80) Trow. A criticism of the hypothesis of linkage and crossing over. — Journ. Genet. 5. 1916.
81) Wellensiek. Genetic monograph on Pisum. — Bibliographia Genetica. 2. 1925.
82) Wilson. Studies on chromosomes. — Journ. Exp. Zool.: I, II — Vol. 2. 1905; III — Vol. 3. 1906; IV, V — Vol. 6. 1909; VI — Vol. 9. 1910; VIII — Vol. 13. 1912.
83) Wilson. A review of the chromosomes of Nezara, with some more general considerations. — Journ. Morph. 22. 1911.
84) Wilson. The sex chromosomes. — Arch. mikr. Anat. 77. 1911.
85) Winge. A peculiar mode of inheritance and its cytological explanation. — Journ. Genet. 12. 1922.
86) Winge. One sided masculine and sex linked inheritance in Lebistes reticulatus. — Journ. Genet. 12. 1922.
87) Winge. On sex chromosomes, sex determination, and preponderance of females in some dioecious plants. — C. R. Trav. Lab. Carlsberg. 15. 1923.
88) Witschi. Vererbung und Zytologie des Geschlechts nach Untersuchungen an Fröschen. — Zeit. ind. Abst. Ver. 29. 1922.
89) Завадовский. Пол и развитие его признаков. К анализу формообразования. М. 1922.

ГЛАВА IX.

1) Баур. Введение в экспериментальное изучение наследственности. Спб. 1913.
2) Bonhote. Notice on hybrid ducks. — Proc. Zool. Soc. London. 1909.
3) Castle, Walter, Mullennix and Cobb. Studies of inheritance in rabbits. — Carnegie Instit. Washingt. Public. 114. 1909.
4) Castle. Size inheritance and the pure line theory. — Zeit. ind. Abst. Ver. 12. 1914.
5) Castle. Genetics and eugenics. 2 ed. Cambridge. 1920.
6) Castle. The hare-rabbit, a study in evolution by hybridization. — Am. Nat. 59. 1925.
7) Clausen and Goodspeed. Interspecific hybridization in Nicotiana. II. — Genetics. 10. 1925.
8) Correns. Vererbungsversuche mit blass- (gelb) grünen und buntblättrigen Sippen bei Mirabilis jalappa, Urtica pilulifera u. Linaria annua. — Zeit. ind. Abst. Ver. 1. 1909.
9) Davenport. Inheritance in poultry. — Carnegie Instit. Washingt. Public. 52. 1907.
10) [Harrison and] Doncaster. On hybrids between moths of the Geometrid subfamily Bistoninae with an account of the behaviour of the chromosomes in gametogenesis in Lycia hirtaria, Ithysia zonaria and in their hybrids. — Journ. Genet. 3. 1914.
11) Fedorley. Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge Pygaera anachoreta, curtula und pigra, sowie einiger ihrer Bastarde. — Zeit. ind. Abst. Ver. 9. 1912.
12) Federley. Chromosomenstudien an Mischlingen. I — III. — Öfvers. Finsk. Vetensk. Soc. Förhandl. 57. 1915, 58. 1916.
13) Galton. Natural inheritance. London. 1889.
14) Gärtner. Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreiche. Stuttgart. 1849.
15) Gates. Polyploidy. — Brit. Journ. Exp. Biol. 1. 1924.
16) Gerschler. Über alternative Vererbung bei Kreuzung von Cyprinodontiden-Gattungen. — Zeit. ind. Abst. Ver. 12. 1914.
17) Gross. Über intermediäre und alternative Vererbung. — Biol. Centrbl. 32. 1912.
18) Haase-Bessel. Digitalisstudien. I. — Zeit. ind. Abst. Ver. 16. 1916.
19) Haecker. Bastardierung und Geschechtszellenbildung. — Zool. Jahrb. Suppl. 7. 1904.
20) Hagedoorn. — Species croses in rats. — Zeit. ind. Abst. Ver. 29. 1922.
21) Haig Thomas. *Colour and pattern transference in pheasant crosses.* — Journ. Genet. 5. 1916.
22) Harrison. Studies in the hybrid Bistoninae. — Journ. Gen. 9. 1919.
23) Heribert-Nillsson. Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung Salix. — Lund Univ. Arskrift. 14. 1918.
24) Jesenko. Über Getreide - Speciesbastarde (Weizen-Roggen). — Zeit. ind. Abst. Ver. 10. 1913.
25) Ikeno. On hybridisation of some species of Salix. — Journ. Genet. 8. 1918.
26) Иванов и Филипченко. Описание гибридов между бизоном, зубром и рогатым скотом в зоопарке «Аскания Нова» Ф. Э. Фальц-Фейна. Арх. Ветер. Наук. 1914.
27) Карпеченко. Межродовые гибриды: Raphanus sativus × Brassica oleracea. — Научно-Агрон. Журн. 1924.
28) Kihara. Cytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidearten. — Mem. Coll. Sc. Kyoto Univ. 1. 1924.
29) Lang. Die Erblichkeitsverhältnisse der Ohrenlänge der Kaninchen nach Castle und das Problem der intermediären Vererbung und Bildung konstanter Bastardrassen. — Zeit. ind. Abst. Ver. 4. 1910.
30) Lehmann. Die Theorien der Oenotheraforschung. Jena. 1922.
31) Lotsy. Versuche über Artbastarde und Betrachtungen über die Möglichkeit einer Evolution trotz Artbeständigkeit. — Zeit. ind. Abst. Ver. 8. 1912.
32) Lotsy. L'Oenothère de Lamarck considérée comme chimère nucléaire. — Arch. néerl. sc. nat. 3. 1917.

33) Lotsy. Die Aufarbeitung des Kühn'schen Kreuzungsmaterials im Institut für Tierzucht d. Universität Halle. — Genetica. 4. 1922.
34) Mac Dowell. Multiple factors in mendelian inheritance. — Journ. Exp. Zool. 16. 1914.
35) Mendel. Über einige aus künstlicher Befruchtung gewonnene Hieracium-Bastarde. — Verh. naturf. Ver. Brünn. 8. 1869.
36) Nabours. Evidence of alternative inheritance in the F_2 generation from crosses of Bos indicus on Bos taurus. — Amer. Natur. 46. 1912.
37) Naudin. Variation désordonnée des plantes hybrides et déductions qu'on peut en tirer. — C. R. Ac. Sc. Paris. 81. 1875.
38) Ostenfeld. Castration and hybridisation experiments with some species of Hieracia.— Bot. Tidsskr. 27. 1906.
39) Ostenfeld. Further studies on the apogamy and hybridisation of the Hieracia. — Zeit ind. Abst. Ver. 3. 1910.
40) Филипченко. О черепах некоторых видовых гибридов между дикими и домашними формами. — Арх. Ветер. Наук. 1915.
41) Phillips. A further report on species crosses in birds. — Genetics. 6. 1921.
42) Plate. Vererbungslehre. Leipzig. 1913.
43) Poll. Mischlingskunde, Aehnlichkeitsforschung und Verwandtschaftslehre. — Arch. Rass. Ges. Biol. 8. 1911.
44) Renner. Versuche über die gametische Konstitution der Oenotheren. — Zeit. ind. Abst. Ver. 18. 1917.
45) Rosenberg. Cytological studies on the apogamy in Hieracium. — Bot. Tidsskr. 28. 1907.
46) Rosenberg. Cytologische und morphologische Studien an Drosera longifolia × rotundifolia. — Kgl. Sv. Vet. Ak. Handl. 44. 1909.
47) Sax. Sterility in wheat hybrids. I. II. — Genetics, 6, 7. 1921, 22.
48) Sax. The relation between chromosome number, morphological characters and rust resistance in segregates of partially sterile wheat hybrids. — Genetics. 8. 1923.
49) Sax. Chromosomes behaviour in a genus cross. — Genetics. 9. 1924.
50) Standfuss. Handbuch der paläarktischen Grosschmetterlinge. 1896.
51) Standfuss. Mitteilungen zur Vererbungsfrage. — Mitt. Schweiz. entom. Ges. 12. 1914.
52) Sturtevant. Genetic studies on Drosophila simulans. I. — Genetics. 5. 1920.
53) Tischler. Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. — Arch. Zellforsch. I. 1908.
54) Thompson. The correlation of characters in hybrids of Triticum durum and Triticum vulgare. — Genetics. 10. 1925.
55) Tschermak, E. Über die Vererbungsweise von Art- und Gattungsbastarden innerhalb der Getreidegruppe. — Mitt. landw. Hochschule Bodenkultur Wien. 2. 1914.
56) de Vries. Die Mutationstheorie. Bd. II. Leipzig. 1903.
57) de Vries. Gruppenweise Artbildung unter spezieller Berücksichtigung der Gattung Oenothera. Berlin. 1913.
58) Вавилов и Якушкина. К филогенезу пшениц. Гибридолог. анализ вида Triticum persicum и междувидовая гибридация у пшениц. — Тр. Прикл. Бот. Сел. 15. 1925.
59) Wichler. Untersuchungen über den Bastard Dianthus armeria × Dianthus deltoides nebst Bemerkungen über einige andere Artkreuzungen der Gattung Dianthus. — Zeit. ind. Abst. Ver. 10. 1913.
60) Wichura. Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich, erlärtert an den Bastarden der Weiden. 1865.
61) Winge. The chromosomes. — C. R. Trav. Lab. Carlsberg. 13. 1917.

ГЛАВА X.

1) Baur, Fischer, Lenz. Grundriss der menschlichen Erblichkeitslehre und Rassenhygiene. 2 Bände. München. 1923.
2) Bonnevie. Studies on papillary patterns of human fingers. — Journ. Gen. 15. 1924.
3) Bulletins of the Eugenics Record Office. Cold Spring Harbor, N. Y.

4) Castle. The Y-chromosome type of sex-linked inheritance in man. — Science. 55. 1922.
5) Davenport, G. C. and. C. B. Heredity of eye color in man. — Science. 26. 1907.
6) Davenport, G. C. and. C. B. Heredity of hair form in man. — Amer. Nat. 42. 1908.
7) Davenport, G. C. and C. B. Heredity of hair color in man. — Amer. Nat. 43. 1909.
8) Davenport, G. C. and. C. B. Heredity of skin-pigment in man. — Amer. Nat. 44. 1910.
9) Davenport, C. B. Heredity in relation to eugenics. New York. 1912.
10) Davenport, C. B. Heredity of skin color in negro-white crosses.—Carnegie Inst. Wash. Publ. 188. 1913.
11) Davenport, C. B. The feebly inhibited. Nomadism. Inheritance of temperament. — Carn. Inst. Wash. Publ. 236. 1915.
12) Davenport, C. B. Inheritance of stature. — Genetics. 2. 1917.
13) Davenport, C. B. Body build: its development and inheritance. — Bull. Eug. Rec. Off. 24. 1925.
14) Дьяконов и Лус. Распределение и наследование специальных способностей. — Изв. Бюро Евг. 1. 1922.
15) Doncaster. Note on the inheritance of characters in which dominance appears to be influenced by sex. — Journ. Genet. 1. 1911.
16) Drinkwater. Inheritance of artistic and musical ability. — Journ. Genet. 5. 1916.
17) V. Dungern und Hirschfeldt. Über gruppenspezifische Strukturen des Blutes.— Zeit. f. Immunitätsforsch. 8. 1911.
18) Elderton. On the inheritance of the finger print. — Biometrica. 13. 1910.
19) Fischer, E. Die Rehobother Bastarde und das Bastardierungsproblem beim Menschen. Jena. 1913.
20) Galton. Essays in eugenics. — London. 1909.
21) Гэтс. Наследственность и евгеника. Изд. Сеятель. 1925.
22) Goddard. Die Familie Kallikak. Langensalza. 1914.
23) Gruber und Rüdin. Fortpflanzung, Vererbung, Rassenhygiene. 2 Aufl. München. 1911.
24) Haecker. Der Familientypus der Habsburger. — Zeit. ind. Abst. Ver. 6. 1911.
25) Геккер. О наследовании музыкальных способностей. — Рус. Евг. Журн. 2. 1924.
26) Hoffmann, G. Die Rassenhygiene in den Vereinigten Staaten von Nordamerica. München. 1913.
27) Holmes and Loomis. The heredity of eye color and hair color in man. — Biol. Bull. 18. 1909.
28) Hurst. On the inheritance of eye colour in man. — Proced. R. Soc. 80. 1908.
29) Jörger. Die Familie Zero. — Arch. Rass. Ges. Biol. 2. 1905.
30) Известия Бюро по Евгенике. Ленинград.
31) Юдин. Евгеника. Изд. Сабашниковых. 1925.
32) Just. Der Nachweis von Mendel-Zahlen bei Formen mit niedriger Nachkommenzahl I. II.— Arch mikr. Anat. 1920; Arch. Entw. Mech. 105. 1925.
33) Just. Zur Vererbung der Farbensinnstufen beim Menschen. — Archiv für Augenheilkunde. 96. 1925.
34) Кольцов. О наследственных химических свойствах крови. — Усп. Эксп. Биол. I. в. 3 — 1922.
35) Кронтовский. Наследственность и конституция. Укр. Госизд. 1925.
36) Laughlin. Eugenical sterilisation in United States Nord America. Chicago. 1923.
37) Learmonth. The inheritance of specific isoagglutinins in human blood. — Journ. Gen. 10. 1920.
38) Lenz. Über dominant-geschlechtsbegrenzte Vererbung und die Erblichkeit des Basedow-diathese. — Arch. Rass. Ges. Biol. 13. 1918.
39) Лепин. К вопросу о наследовании близорукости. — Изв. Бюро Евг. 2. 1924.
40) Лус. К вопросу о наследовании роста и сложения. — Изв. Бюро Евг. 2. 1924.
41) Pearson, Nettleship and Usher. Monograph on albinism in man. London. 1911.

*

42) Филипченко и Лепин. К вопросу о наследовании цвета глаз и волос. — Изв. Бюро Евг. 1. 1922.
43) Филипченко. Пути улучшения человеческого рода. — Евгеника. Госизд. 1924.
44) Plate. Vererbungslehre. Leipzig. 1913.
45) Русский Евгенический Журнал. Москва.
46) Salaman. Heredity and the jew. — Journ. Genet. 1. 1911.
47) Schallmayer. Vererbung und Auslese im Lebenslauf der Völker. Jena. 4 Aufl. 1920.
48) Siemens. Die Familie Siemens. — Arch. Rass. Ges. Biol. 11. 1916, 12. 1917.
49) Siemens. Einführung in die allgemeine und spezielle Vererbungspathologie der Menschen. 2 Aufl. Berlin. 1923.
50) Strohmayer. Die Ahnentafel der Könige Ludwig II und Otto I von Bayern. — Arch. Rass. Ges Biol. 7. 190.
51) Treasury of human inheritance. London. Vol. 1. 1912.
52) Weinberg. Über Vererbungsgesetze beim Menschen. — Zeit. ind. Abst. Ver. 1. 1909.
53) Weinberg. Weitere Beiträge zur Theorie der Vererbung. — Arch. Rass. Ges. Biol. 9. 1912.
54) Wilson. The sex chromosomes. — Arch. mikr. Anat. 7. 1911.
55) Wingo. Über eine teilweise geschlechtsgebundene Vererbung der Augenfarbe bei Menschen. — Zeit. ind. Abst. Ver. 28. 1922.

Предметный указатель.

Указатель имен авторов.

Оглавление.

2 р. 50 к.

